

SÉRIE A, N° 410

N° D'ORDRE :

434

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Dr Marcel COLAS-PELLETIER

1^{re} THÈSE. — L'HISTO-PHYSIOLOGIE COMPARÉE DE L'ŒIL DES VERTÉBRÉS
ET LES THÉORIES DE LA VISION.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

Disp. Soutenance

1940 devant la Commission d'examen.

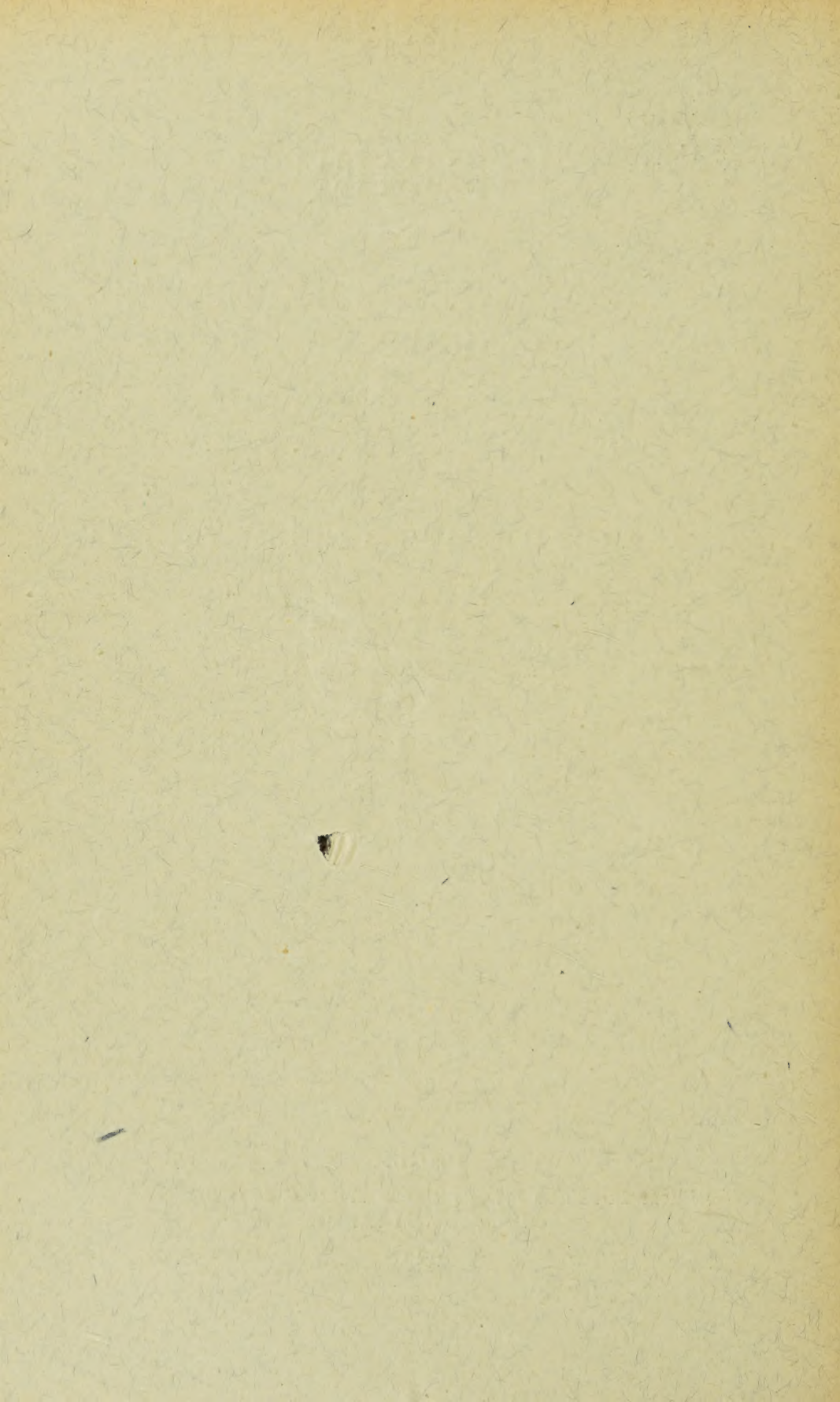
I. M. 16 Sept. 1939

MM. RABAUD	Président.
PRENANT	} Examinateurs.
MILLOT	

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1940



SÉRIE A, N° 410

N° D'ORDRE :

434

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

D^r Marcel COLAS-PELLETIER

1^{re} THÈSE. — L'HISTO-PHYSIOLOGIE COMPARÉE DE L'ŒIL DES VERTÉBRÉS
ET LES THÉORIES DE LA VISION.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1940 devant la Commission d'examen.

MM. RABAUD	<i>Président.</i>
PRENANT	} <i>Examineurs.</i>
MILLOT	

PARIS

Éditions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1940

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.
Doyen..... C. MAURAIN, Professeur, Physique du Globe.

Professeurs honoraires.	H. LEBESGUE.	LESPIEAU.	ABRAHAM.
	Émile PICARD.	MARCHIS.	Ch. FABRY.
	Leon BRILLOUIN.	VESSIOT.	Léon BERTRAND
	PÉCHARD.	PORTIER.	WINTREBERT.
	FREUNDLER.	MOLLIARD.	DUBOSQ.
	AUGER.	LAPICQUE.	BOHN.
	DANGEARD.	G. BERTRAND.	RABAUD.

PROFESSEURS

M. CAULLERY.....	T Zoologie (Évolution des êtres organisés).	FOCH.....	T Mécanique expérimentale des fluides.
Émile BOREL.....	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	PAUTHENIER.....	Physique (P. G. B.).
Jean PERRIN.....	T Chimie physique.	De BROGLIE.....	T Théories physiques.
E. CARTAN.....	T Géométrie supérieure.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
A. COTTON.....	T Recherches physiques.	P. JOB.....	Chimie générale.
J. DRACH.....	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
Charles PÉREZ....	T Zoologie.	PRENANT.....	T Anatomie et Histologie comparées.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
Paul MONTEL.....	T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	COMBES.....	T Physiologie végétale.
L. BLARINGHEM..	T Botanique.	GARNIER.....	T Mathématiques générales.
G. JULIA.....	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	PÉRES.....	Mécan. théor. des fluides.
C. MAUGUIN.....	T Minéralogie.	HACKSPILL.....	T Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY..	T Pétrographie.	LAUGIER.....	T Physiologie générale.
H. BÉNARD.....	T Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
A. DENJOY.....	T Application de l'analyse à la Géométrie.	M. CURIE.....	Physique (P. G. B.).
L. LUTAUD.....	T Géographie physique et géologie dynamique.	G. RIBAUD.....	T Hautes températures.
Engène BLOCH....	T Physique.	CHAZY.....	T Mécanique rationnelle.
G. BRUHAT.....	T Physique théorique et physique céleste.	GAULT.....	Chimie (P. C. B.).
E. DARMOIS.....	T Enseignement de Physique.	CROZE.....	Recherches physiques.
A. DEBIERNE.....	T Physique Générale et Radioactivité	DUPONT.....	T Théories chimiques.
A. DUFOUR.....	T Physique. (P. G. B.).	LANQUINE.....	T Géologie structurale et géologie appliquée.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	VALIRON.....	Mathématiques générales.
A. GUILLIERMOND.	T Botanique.	BARRABÉ.....	Géologie structurale et géologie appliquée.
M. JAVILLIER.....	T Chimie biologique.	MILLOT.....	Biologie animale (P.C.B.)
ROBERT-LÉVY....	T Physiologie comparée.	F. PERRIN.....	Théories physiques.
Henri VILLAT....	T Mécanique des fluides et applications.	VAVON.....	Chimie organique.
Ch. JACOB.....	T Géologie.	G. DARMOIS.....	Calcul des Probabilités et Physique-Mathématique
P. PASCAL.....	T Chimie générale.	CHATTON.....	T Biologie maritime.
M. FRÉCHET.....	T Calcul différentiel et Calcul intégral.	AUBEL.....	Chimie biologique.
E. ESCLANGON....	T Astronomie.	Jacques BOURCART.	Géographie physique et géologie dynamique.
M ^{me} RAMART-LUCAS	T Chimie organique.	M ^{me} JOLIOT-CURIE.	Physique générale et Radioactivité.
H. BEGHIN.....	T Mécanique phys. et exp.	PLANTEFOL.....	Biologie végétale (P.C.B.)
		CABANNES.....	Enseignement de Physique.
		GRASSÉ.....	Biologie animale (P. G. B.).
		PRÉVOST.....	Chimie (P. C. B.).
		BOULIGAND.....	Mathématiques.
		G. CHAUDRON....	Chimie (P. C. B.).

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK



A MON JURY DE THÈSE

A MONSIEUR E. RABAUD

Professeur à la Sorbonne
notre Guide et notre Maître, qui a bien voulu nous honorer
en acceptant la présidence de cette thèse.

Respectueuse gratitude.

A MM. PRENANT ET MILLOT

Professeurs à la Sorbonne, examinateurs.

Remerciements respectueux.

A MADEMOISELLE M.-L. VERRIER

Directeur adjoint à l'Ecole des Hautes-Etudes
dont les conseils nous ont facilité une étude complexe.

Hommages respectueux.

A mes Professeurs de la Faculté des Sciences de Rennes.
A mes Maîtres dans les Hôpitaux de Paris et aux Quinze-Vingt.
A ma Femme, à ma Fille.
A mon Père, à ma Mère, à ma Sœur.
A mes Parents, à mes Amis.

A ALPHONSE RIO, de l'Académie de Marine, Sénateur, ministre.

A MONSIEUR BALDENWECK, Chef de Service O. R. L. de l'Hôpital
Beaujon.

HISTO-PHYSIOLOGIE COMPARÉE
DE L'ŒIL DES VERTÉBRÉS
ET LES THÉORIES DE LA VISION

Avec 14 figures dans le texte et les planches VI et VII

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	102
PREMIÈRE PARTIE	
CHAPITRE PREMIER. — SENS LUMINEUX, SENS CHROMATIQUE	105
Adaptation rétinienne chez les Vertébrés.	
CHAPITRE II. — LUMINAIRE ÉTALONNÉ POUR L'ÉTUDE DU PHOTOTROPISME ET DES RÉACTIONS OCULAIRES	111
CHAPITRE III. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES	115
Choix du matériel (p. 115); Oiseaux diurnes (p. 116); Oiseaux nocturnes (p. 123); sur le jeu pupillaire des Oiseaux par excitation lumineuse (p. 125); sens chromatique chez les Reptiles (p. 129); l'adaptation à la lumière chez les Vertébrés (p. 130). Remarques (p. 131).	
DEUXIÈME PARTIE	
CHAPITRE PREMIER. — RECHERCHES SUR LA VISION DE <i>FALCO SUBBUTEO</i>	133
Structure de la rétine (p. 133); pourpre rétinien (p. 137); boules colorées (p. 137); immobilisation réflexe (p. 139); champs visuels (p. 140); technique (p. 141); champ visuel monoculaire (p. 142); champ visuel binoculaire (p. 145); structure rétinienne et champs visuels (p. 145); champs visuels et axes oculaires (p. 146).	
TROISIÈME PARTIE	
OBSERVATIONS ET EXPÉRIENCES RELEVANT DE L'OPHTALMOLOGIE HUMAINE	149
Influence du facteur psychique dans la perception du relief et de la distance (p. 166).	
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	167
BIBLIOGRAPHIE	169

INTRODUCTION

L'ophtalmologie comparée est à la base de nos connaissances sur l'histo-physiologie de la rétine. Il suffit pour s'en convaincre de parcourir le livre de PARINAUD sur la vision. Cet ouvrage jouit d'une réelle faveur auprès de physiologistes et d'ophtalmologistes encore nombreux. Il a orienté, au cours de ces 40 dernières années, les recherches sur l'anatomie et les possibilités fonctionnelles de la rétine. Et la polémique entre PARINAUD et VON KRIES contribua très largement à répandre à l'étranger les idées de ces auteurs, qui en revendiquaient chacun la priorité. Quelques lignes empruntées à l'ouvrage de PARINAUD résument fort bien le point de vue de ces auteurs : « Il y a donc dans la rétine humaine comme deux rétines fusionnées ensemble, celle des bâtonnets et celle des cônes. Ces deux rétines combinent évidemment leur action dans la sensation résultante, mais elles n'en ont pas moins des attributs fonctionnels parfaitement distincts. Les bâtonnets et le pourpre sont en rapport avec une fonction particulière, l'adaptation rétinienne, l'adaptation aux faibles intensités de lumière...

« Les cônes constituent les éléments fondamentaux de la rétine humaine. Ils nous donnent non seulement la sensation du clair et de l'obscur, mais aussi les sensations innombrables des couleurs. Il est évident qu'ils ont aussi le rôle principal dans la faculté de la rétine de différencier les impressions lumineuses géométriquement distinctes, d'où résulte la perception des formes en acuité visuelle proprement dite ».

D'où vient cette opposition entre les possibilités fonctionnelles des cônes et des bâtonnets humains ? PARINAUD et VON KRIES l'ont déduite des travaux de SCHULTZE qui, eux, relèvent exclusivement de l'ophtalmologie comparée. Dès 1866, en effet, comparant entre elles les rétines de différents Vertébrés, des Oiseaux et des Mammifères principalement, SCHULTZE conclut que les bâtonnets seraient, à peu près exclusivement, les cellules visuelles des espèces nocturnes. Inversement les cônes seraient dévolus aux espèces diurnes. De là à attribuer les mêmes fonctions aux éléments correspondants de la rétine humaine, il n'y avait qu'un pas, que PARINAUD, VON KRIES et leurs disciples ont vite franchi. Après quoi, ils

se sont ingéniés à intégrer dans le cadre de la théorie les faits expérimentaux ou d'observation relatifs aux modalités de la vision.

Cette théorie, ai-je déjà dit, a dominé toutes les recherches sur la vision pendant plus de 40 ans. Mais dans ces dernières années, reprenant les recherches de SCHULTZE, et les étendant à plus de 200 Vertébrés, M.-L. VERRIER arrive à des conclusions fort différentes. La théorie de la dualité des cellules visuelles ne correspond pas à l'examen impartial d'un grand nombre de faits. Elle résulte d'une généralisation hâtive, que rien n'autorise cependant, et que l'on a cru confirmer par l'interprétation histo-physiologique des modalités de la vision. Une tendance, longtemps fort répandue en Biologie conduit à penser qu'à toute fonction correspond un organe bien défini par sa forme. Cette conception morphologique et l'adaptation, dont M. ET. RABAUD et son école ont montré depuis ces dernières années l'étroitesse et souvent la fausseté, a conduit nombre d'histologistes et de physiologistes à chercher un substrat, c'est-à-dire un organe correspondant à chacune des modalités de la vision. Et c'est ainsi qu'après avoir admis une opposition morphologique entre cônes et bâtonnets, on a attribué à chacun d'eux une fonction bien distincte et bien définie. Or, M.-L. VERRIER a montré que les cônes et les bâtonnets sont les extrêmes d'une longue série qui renferme de multiples intermédiaires; en outre, à côté de ces intermédiaires, existent de nombreuses formes fort différentes des types classiques. Ces faits apparaissent non seulement à la comparaison de rétines d'espèces diverses, mais aussi à la confrontation des cellules visuelles des régions périphériques et centrales d'une même rétine.

Ce polymorphisme des cellules visuelles, qui s'oppose à la notion d'une dualité morphologique et fonctionnelle, s'accorde avec les récentes acquisitions de l'optique physiologique, de la photométrie et de l'étude comparée du comportement animal, tel que le prouvent les recherches de ESCHER-DESRIVIÈRES, Y. LE GRAND, A. DE GRAMONT, CROZIER, entre autres, sur lesquelles je reviendrai plus loin.

En présence de ce nouvel aspect des théories de la vision, il m'a paru intéressant de reprendre l'étude de quelques-uns des aspects de la sensibilité lumineuse et de chercher quels pourraient être les apports de l'ophtalmologie comparée qui, nous venons de le voir, a joué un rôle important dans l'édification des anciennes théories.

Je me suis donc proposé d'étudier, par la méthode expérimentale, la sensibilité chromatique d'une série d'animaux, et d'apprécier, d'après les données de l'histo-physiologie comparée, les modalités de l'acuité visuelle.

Ce travail a été entrepris et réalisé au Laboratoire de Biologie expérimentale de la Sorbonne ; il a été poursuivi à la Clinique ophtalmologique des Quinze-Vingts en ce qui concerne l'ophtalmologie humaine.

Il m'est particulièrement agréable d'adresser à M. le Professeur RABAUD l'expression de ma très grande gratitude. Pendant quatre années consécutives, il m'a accueilli dans son Laboratoire et je ne saurais oublier tout ce dont je suis redevable à sa science et à son amabilité, ni à la manière amicale avec laquelle il m'a guidé de ses conseils. Déjà, au moment de la préparation de ma thèse de médecine en 1927, il m'avait permis de faire appel à sa compétence pour traiter un sujet de tératologie. Qu'il veuille bien accepter ici ce modeste témoignage de mon respect et de ma reconnaissance.

Mes remerciements iront également à Mlle M.-L. VERRIER, directeur-adjoint à l'Ecole des Hautes-Etudes, dont les travaux apportent une si importante contribution à l'étude complexe de la vision des Vertébrés. Ils ont largement facilité nos recherches et m'ont conduit à des conclusions nouvelles sinon originales. Je désire lui offrir l'hommage de ma respectueuse gratitude.

M. BAILLIART, M. Marcel KALT, Mme SCHIFF-WERTHEIMER, ophtalmologistes des Quinze-Vingts, M. H. TILLÉ, chef de Laboratoire, m'ont permis de travailler et d'observer dans leurs services hospitaliers et de consultations. Je ne saurais trop les remercier de la confiance qu'ils m'ont accordée.

MM. PRENANT et MILLOT, professeurs à la Sorbonne, ont bien voulu me permettre d'achever et de présenter ce travail comme thèse de Doctorat. Je suis heureux de leur dire mes respectueux remerciements. Et je n'omettrai pas de citer M. J. ESCHER-DESRI-VIÈRES qui, avec Mlle VERRIER, m'a apporté une aide amicale dans l'établissement d'un luminaire étalonné dont je me suis servi pour l'étude du phototropisme et des réactions oculaires.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

SENS LUMINEUX, SENS CHROMATIQUE, ADAPTATION RÉTINIENNE CHEZ LES VERTÉBRÉS

De 1907 à 1912 Carl HESS a publié sur la physiologie de l'œil chez les Vertébrés une série de mémoires résumés dans le *Vergleichende Physiologie des Gesichtssines* (Iéna, 1912). Ses expériences sur les facultés visuelles sont fondées sur la prise de nourritures par des appâts colorés : grains présentés aux Granivores, morceaux de viande aux Rapaces et Reptiles, en lumières variées soit comme couleurs, soit comme intensité lumineuse. HESS a déduit, de cette façon, l'utilisation des divers rayons du spectre par la rétine des Oiseaux, et l'étendue de leur adaptation. Il s'est servi pour ces expériences de procédés ingénieux. Il a conclu également que l'amplitude de la réaction pupillaire peut servir à mesurer la sensibilité chromatique de la rétine. Ses expériences ont porté sur les Poulets, la Crécelle, le Faucon, les Rapaces nocturnes (Hibou, Chevêche, Hulotte), les Reptiles, les Amphibiens.

HESS, comme chacun sait, a poursuivi également des recherches chez les Poissons et les Invertébrés (Insectes).

« Toutes mes expériences, dit Carl HESS, montrent que chez les Hiboux, même après un séjour de plusieurs heures au soleil, la sensibilité lumineuse par adaptation à l'obscurité monte rapidement, dans la première demi-heure, à une hauteur considérable, ensuite elle n'augmente relativement plus beaucoup. L'amplitude totale de leur adaptation à l'obscurité, autant que mes recherches me permettent d'en juger, ne paraît pas être beaucoup plus étendue que celle de l'œil humain... Les faits que j'ai établis relative-

ment à la vision et au jeu pupillaire des Oiseaux s'expliquent au mieux en admettant que les processus déterminés par les radiations colorées de l'appareil percepteur de l'œil de la Poule sont semblables ou identiques à ceux de l'œil humain... Toutes les espèces d'Oiseaux que j'ai étudiées ont ceci de commun : le raccourcissement du spectre du côté des ondes courtes, cela est surtout marqué chez les diurnes. Il faut en chercher la raison dans la présence des boules colorées jaune orangé et rouges... La croyance à l'héméralopie des Oiseaux diurnes est l'un des soutiens de la théorie de PARINAUD sur les différences fonctionnelles entre la rétine à cônes et la rétine à bâtonnets. Elle repose principalement sur l'idée que le pourpre et les bâtonnets sont l'essentiel de l'adaptation à l'obscurité... L'opinion courante sur la cécité nocturne des Poulets est contredite par mon expérience. Malgré la prédominance des cônes dans leur rétine, leur adaptation équivaut à peu près à la nôtre. Nous verrons que l'on peut démontrer la même chose pour les Tortues dont les rétines n'ont que des cônes. La notion répandue de la prétendue incapacité d'adaptation des cônes est définitivement réfutée... Inversement l'éblouissement n'est pas le fait des bâtonnets et du pourpre : des Hulottes dont la rétine, spécialement riche en bâtonnets, est certainement chargée de pourpre après un séjour de plusieurs heures dans l'obscurité, ne font aucun mouvement de fuite ou de clignement quand on allume une lampe de 25 bougies devant leur œil. Il n'y a, en définitive, pas plus d'éblouissement chez les nocturnes que chez les Poulets... J'ai fait de nombreuses observations sur le sens de la lumière et le sens de la couleur chez les Oiseaux diurnes, spécialement chez les Poules et les Pigeons, et j'ai trouvé qu'ils étaient guidés dans la recherche de leur nourriture uniquement par l'œil. Des Poules affamées ne picotent presque pas dans l'obscurité, même lorsque le sol de leur cage est couvert de grains. Pour les recherches au spectre, je me suis servi — chez les Oiseaux diurnes — d'un dispositif spécial ; comme pâture je me suis servi de grains de blé et de grains de riz cuits, dont la couleur tranchait avec la couleur jaune du blé. Si on met les Poules devant une surface mate, sur laquelle des grains sont dispersés dans le spectre, les Poules picotent en règle générale d'abord les grains orangés et rouges autant qu'ils sont visibles par nous, ensuite les jaunes et les verts, en partie aussi les vert-bleu. Par contre elles laissent les bleu-vert,

les bleus et les violets, intacts, qui sont encore visibles pour notre œil et qui nous apparaissent assez clairement. Les grains étaient invisibles dans l'ultra-rouge aussi bien pour la Poule que pour moi, alors que ceux dans le bleu-vert, le bleu et le violet que la Poule ne voyait pas, étaient pour moi partiellement visibles... Si on place des Poules bien adaptées à l'obscurité devant un spectre suffisamment mais faiblement éclairé, qui paraît à notre œil bien adapté à l'obscurité, complètement ou presque sans couleurs elles picotent surtout ou presque entièrement dans une surface qui est placée un peu vers la terminaison des ondes longues qui est pour nous l'emplacement le plus clair du spectre, et à peu près dans la région du jaune et du jaune orangé... Le Faucon devant un appât coloré également... Les résultats obtenus en lumière homogène, se rencontrent dans tous les points essentiels avec ceux obtenus avec verres colorés... Par ces recherches on arrive à démontrer l'importance du fait de l'adaptation de l'œil de la Poule... Il existe chez les Oiseaux une augmentation très nette de la sensibilité lumineuse par adaptation obscure et j'ai continué mes recherches (1907-1908) afin de déterminer l'étendue de cette modification adaptative... Chez les Oiseaux nocturnes, l'étendue de l'adaptation à l'obscur, ne semble pas être beaucoup plus grand que dans l'œil humain... *Sur le jeu pupillaire des Oiseaux*, j'ai observé l'action des lumières colorées sur la grandeur de la pupille ; les Oiseaux diurnes et nocturnes dans différentes conditions d'adaptation. J'ai d'abord procédé ainsi : le spectre suffisamment large et fort d'une lampe à arc fut projeté sur un écran noir mat, dans lequel à une place convenable se trouvait une couleur rectangulaire laissant paraître une découpe de 8 millimètres de large sur 3 millimètres de haut, à travers laquelle pouvait seulement passer une petite quantité de rayons... J'ai augmenté plus tard mes observations par les méthodes photographiques...

Il résulte que la couche de la motricité pupillaire par excitation chez les Oiseaux diurnes (Poule et Pigeon) possède son maximum dans la région allant du jaune rouge jusqu'au jaune. Elle diminue en partant de là de chaque côté, dans l'autre moitié à ondes courtes avec d'autant plus de rapidité que l'adaptation obscure a été plus faible. Pour l'œil du nocturne adapté à l'obscur le maximum se trouve dans le vert jaune jusqu'au vert et diminue plus lentement dans la direction des ondes courtes. Elle ressemble ici à la

courbe de valence de HERING et la courbe de valence motrice de SACHS pour l'œil humain adapté à l'obscur. En faisant passer un verre coloré en jaune rouge devant l'œil d'un nocturne, on peut rendre la courbe de valence motrice semblable à celle des diurnes, d'autant plus que, pour les nocturnes, le maximum de l'excitation motrice se trouve du jaune vert jusqu'au jaune et que la courbe descend rapidement vers les ondes courtes... Les phénomènes de PURKINJE, qui se manifestent chez l'homme par une modification de la capacité d'adaptation par décroissement lumineux des différentes clartés de lumières colorées, se manifeste ainsi jusqu'à un certain point dans les yeux des Oiseaux diurnes examinés par nous. Alors qu'en général, ceci est semblable aussi pour la rétine libre de bâtonnets de la Tortue, mes observations montrent pour la première fois le peu de solidité des affirmations répandues d'après lesquelles le phénomène de PURKINJE ne se produit dans ses modifications adaptatives que dans les bâtonnets et leur contenu de pourpre... Pour les Oiseaux de nuit, il ressort de toutes mes recherches qu'ils voient mal dans les lumières qui sont pour nous aveuglantes et sont importunés sensiblement dans ces intensités lumineuses... ». C'est ce qui a permis à OVIO de dire que les expériences de HESS ont ébranlé les théories de la duplicité des cônes et des bâtonnets, démontrant que l'adaptation se produit, soit sur notre région fovéaire, soit chez les animaux dont les yeux ont des rétines presque exclusivement pourvues de cônes. Les expériences de HESS sont simples et ingénieuses. Avant lui on parlait d'héméralopie chez les Poulets. Cet auteur a montré que les moments où il commençait à voir les grains et où il ne les voyait plus différaient peu de ceux où ces animaux commençaient ou cessaient de becqueter ; mêmes observations chez les Faucons et les Oiseaux nocturnes ; enfin, il n'est pas d'avis que les Hiboux, les Chouettes, soient aveugles pendant le jour à cause du grand éblouissement. Les Poulets, pauvres en pourpre, ne se montrent pas éblouis si on les expose à la forte lumière ; mais dans un cas semblable les Hiboux non plus ne sont pas éblouis, et pourtant ces derniers sont très riches en pourpre.

Pour les Reptiles, HESS étudia spécialement l'adaptation chez les Tortues, où elle est considérable, quoiqu'il s'agisse d'animaux avec rétines exclusivement pourvues de cônes. Si l'on prenait des Tortues adaptées à l'obscurité, dont on illuminait un œil pendant

quelques minutes, elles ne voyaient plus de ce côté-là un appât qu'elles voyaient immédiatement si on le ramenait devant l'œil resté dans l'obscurité.

Les Oiseaux nocturnes et les Tortues supportaient donc la lumière intense sans montrer un éblouissement.

Parmi les Amphibiens, chez les Crapauds et les Grenouilles, Hess constata une adaptation certaine.

Chez les Poissons, et surtout chez les Céphalopodes, chez divers autres Invertébrés, où il étudia bien la pupilloscopie, même remarque.

Dans la classe des Amphibiens, Hess trouva le spectre visible à peu près étendu comme nous l'avons trouvé chez les Crapauds ; de même il trouva analogue au nôtre le point de la plus grande clarté, c'est-à-dire dans le vert-jaune pour l'œil adapté à l'obscurité.

L'auteur pensa aussi que toutes les expériences sur la vision chromatique ne prouvent pas que les animaux distinguent des couleurs en tant que telles, mais plutôt qu'ils distinguent les différences de clarté.

A l'examen pupilloscopique, la présence des valeurs motrices montre que les valeurs chromatiques se rapprochent un peu de celles de l'homme affecté de cécité totale pour les couleurs, tandis que pour les animaux diurnes, on n'avait qu'une cécité partielle pour le bleu. La plus grande extension du spectre des Oiseaux nocturnes vers l'extrémité violette pourrait aussi dépendre de la fluorescence qui se produit dans leurs yeux sous l'action des rayons ultra-violets.

La cécité partielle pour le bleu, plus accentuée chez les Oiseaux diurnes, moins accentuée chez les nocturnes, est probablement due, selon Hess, ainsi que le rapporte Ovio, à la présence des boules huileuses colorées placées entre les segments externes et internes des cônes réiniens. Ces boules, de couleur jaune, jaune-rouge, jaune-vert, sont spécialement abondantes dans les parties postérieures de la rétine, employées à fixer les objets. Elles empêchent le passage des radiations d'ondes courtes et agissent comme un filtre de lumière rouge-jaune. En effet, si nous regardons à travers un verre de cette couleur, nous avons une vision chromatique très semblable à celle des Oiseaux.

Chez les Oiseaux diurnes, les boules rouges sont beaucoup plus abondantes ; chez les nocturnes, ce sont les jaunes, pour cette

raison, le spectre visible à l'extrême bleu est un peu plus raccourci chez les diurnes que chez les nocturnes.

Chez les Reptiles, Hess fit surtout des expériences sur les Tortues et les Crocodiles, et celles-ci ont montré que les qualités chromatiques de la Tortue étaient semblables à celles des Oiseaux diurnes, avec toutefois une infériorité notable. Chez les Crocodiles, les qualités visuelles se rapprochent de celles de l'homme.

Pour une plus ample documentation sur les travaux de Hess et de ses successeurs, il suffit de se rapporter à Ovio qui en a fait un excellent exposé dans son ouvrage sur l'anatomie et la physiologie de l'œil dans l'ensemble des Vertébrés.

Ces travaux permettent d'apprécier avec précision la sensibilité lumineuse et chromatique de quelques Vertébrés ; mais ils ne tiennent pas compte des variations de structures de la rétine, autant qu'il serait nécessaire pour apprécier le rôle de divers types de cellules visuelles.

J. ESCHER-DESRIVIÈRES et M.-L. VERRIER ont abordé la question dans ce sens, en comparant la sensibilité lumineuse et chromatique de Poissons à rétines très diverses : Girelles, Rascasses, Congres, Roussettes. La comparaison des réactions de ces divers Poissons et de la structure de leur rétine permet les remarques suivantes : Seule, la Girelle manifeste une très grande sensibilité aux variations de l'intensité de l'éclairement du milieu. Ce résultat est l'inverse de celui que pouvait faire supposer la théorie classique (bâtonnets organes de la sensibilité lumineuse). Les Congres et même les Rascasses, beaucoup plus riches en bâtonnets typiques que la Girelle, ne manifestent aucune sensibilité aux excitations qui déclenchent chez la Girelle une réaction très vive. Bien plus, la Girelle accuse un phototropisme négatif très net, fait inattendu, car sa rétine est riche en cônes typiques, c'est-à-dire en cellules visuelles qui, suivant la théorie de la dualité morphologique et fonctionnelle de ces cellules seraient exclusivement les organes de la vision en haute lumière. On est donc conduit à admettre l'indépendance de la forme des cellules visuelles et du comportement.

Les recherches de J. ESCHER-DESRIVIÈRES et de M.-L. VERRIER ont récemment trouvé leur confirmation dans le résultat des observations de W. CROZIER et de E. WOLF. Ces derniers se sont adressés à un *Pseudemis* (Tortue diurne pourvue d'une rétine à

cônes) et à un *Sphærodactylus* (Gecko nocturne pourvu d'une rétine à bâtonnets). Ils étudient la réponse à une lumière oscillante d'éclat variable. Ils constatent que le comportement des animaux n'appuie en rien la théorie de la dualité.

CHAPITRE II

LUMINAIRE ÉTALONNÉ POUR L'ÉTUDE DU PHOTOTROPISME ET DES RÉACTIONS OCULAIRES ⁽¹⁾

Les réactions phototropiques sont conditionnées, au premier chef, par l'intensité du stimulus. Lorsque l'expérience porte sur des animaux non pourvus d'yeux, c'est-à-dire de dispositifs dioptriques donnant des images, le phénomène est certainement déterminé, entre autres facteurs, par l'éclairement du matériel. La présence d'yeux incline à penser qu'il dépend alors plus vraisemblablement de la « brillance » de la source excitatrice et sans doute aussi de son diamètre apparent.

Il est donc utile de disposer, pour une étude rationnelle des phénomènes phototropiques en général, de sources lumineuses de brillance sensiblement uniforme ou du moins mieux définie à ce point de vue qu'une lampe claire ou un petit projecteur. Il convient que la brillance de cette source soit variable.

D'autre part, l'étude de l'influence de la couleur du stimulus sur l'amplitude, le sens, voire l'existence, de la réaction ne se conçoit que moyennant un dispositif permettant de comparer l'action de flux de couleur différente, mais de même intensité. L'interposition d'un bon verre rouge devant une source quelconque modifie non seulement la couleur du flux, mais aussi son intensité, puisque le facteur de transmission d'un tel verre n'excède guère 7 à 8 o/o. Toute observation consécutive à une telle démarche est, en conséquence, inapte à nous renseigner sur le déterminisme coloré de la réaction.

(1) Je renouvelle ici mes bien vifs remerciements à M. J. ESCHER-DESRIVIÈRES pour l'aide qu'il a bien voulu m'apporter dans l'établissement de cet appareillage.

En principe, une étude rationnelle de l'élément couleur, en cette matière (et ceci est vrai aussi pour toutes recherches d'ophtalmologie comparée ou d'ophtalmologie humaine), comporte l'emploi de flux de même teneur en énergie. Cependant l'emploi d'un bolomètre ou d'une pile thermo-électrique serait effectivement illusoire à défaut d'une absorption totale des rayons infra-rouges émis par la source, absorption qui ne peut être partiellement réalisée qu'au moyen de cuves filtrantes auxiliaires nécessairement teintées en bleu vert.

D'ailleurs, et abstraction faite de toutes considérations anthropomorphiques, il est parfaitement acceptable de comparer la sensibilité chromatique d'un animal quelconque à celle de l'œil humain. Dans ce cas, à la notion de flux colorés de même intensité objective, on substituera celle de flux de même visibilité relative estimée en *lumens*. Si un animal réagit selon des processus sensiblement identiques, à *lumens* approximativement égaux, quelque soit la couleur du stimulus, on sera autorisé à dire que la sensibilité chromatique de ses récepteurs est voisine de celle de l'œil humain. Du point de vue du mécanisme physiologique de la vision, et compte tenu des données de l'histologie, le terme de comparaison normal est l'œil et non pas le watt.

En tout état de cause il est indispensable, pour une étude de la sensibilité chromatique, de disposer d'un instrument permettant d'obtenir des plages colorées de même brillance.

L'instrument que nous avons construit, en conformité avec ces principes, est une adaptation d'un montage photométrique classique.

Il comporte deux boîtes parallélipédiques dont voici les dimensions :

Longueur : 1 mètre ; Largeur : 0 m. 20 ; Hauteur : 0 m. 20 ; ouverture maximum : 0 m. 15.

La planche VI représente l'aspect de ces deux boîtes. La face libre, et munie de cadres à glissières, est close par un verre opale plaqué doublé ou non de verres colorés ou neutres. A l'intérieur de la boîte glisse une tige assujettie dans l'axe par une glissière ; cette tige porte une lampe Osanitrphot de 200 ou de 500 watts. La position variable de la lampe par rapport à la fenêtre de sortie est repérable au moyen d'un index extérieur se déplaçant le long d'une règle graduée en centimètres.

Les deux boîtes identiques (Pl. VI) sont en principe, mais non nécessairement, portées par un cadre de 1 mètre de côté, comportant une manivelle qui commande un mouvement de translation des deux luminaires. Il est ainsi possible de déplacer l'une des boîtes par rapport à l'autre qui est fixe.

Etant donné une boîte, il est possible de modifier la brillance de la fenêtre de sortie en modifiant la position de la lampe. Nous avons étalonné l'instrument au moyen d'un nitomètre auxiliaire. Le tableau I exprime les données de cet étalonnage.

TABLEAU I

Index	Brillance en valeur relative	Index	Brillance en valeur relative	Index	Brillance en valeur relative	Index	Brillance en valeur relative
17	100	23	58	29	29	60	3,0
18	94	24	52	30	26	70	2,2
19	86	25	45	31	24	80	1,5
20	79	26	41	35	17		
21	72	27	36	40	11		
22	65	28	33	50	5,6		

Ainsi, les brillances utilisables varient dans le rapport de 1,5 à 100.

La valeur absolue de la brillance maxima dépend de la tension d'alimentation de la lampe et de son âge. On peut obtenir des brillances de l'ordre de 1 bougie par centimètre carré.

Il est possible d'utiliser l'instrument pour réaliser des éclairagements de cuves ou d'aquarium, éclairagements dont la grandeur dépend à la fois de la brillance de la fenêtre de sortie et de sa distance à l'aquarium. Si le matériel illuminé n'est pas de dimensions excessives, la répartition du flux peut être considérée comme uniforme, lorsqu'on prend du moins la précaution de disposer un peu en avant un morceau de verre opale.

Nous avons mesuré la variation d'éclairément au voisinage de l'axe en fonction de la distance du plan éclairé à la boîte photométrique (tableau II).

TABLEAU II

Distance du plan éclairé à la boîte en cm.	Eclaircissement en valeurs relatives	Distance du plan éclairé à la boîte en cm.	Eclaircissement en valeurs relatives
10	100	60	11
15	50	80	4
20	35	100	1
30	25		
40	20		
50	15		

Ainsi, moyennant un déplacement de 90 centimètres du matériel expérimental et les variations de brillance de la source compati-

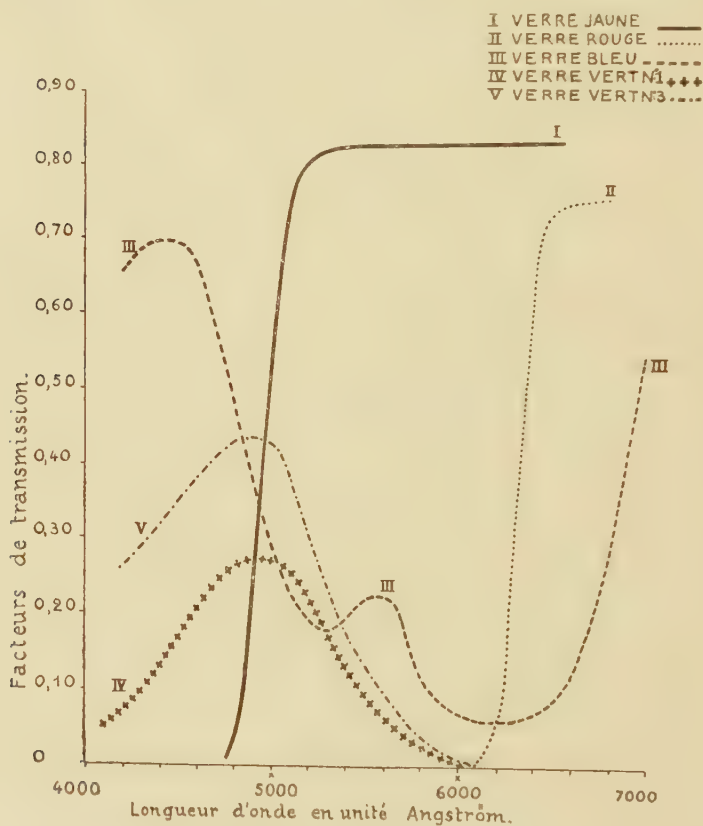


Fig. 1. — Courbes de transmission des verres colorés employés au cours des expériences.

bles avec l'appareil, il est possible de réaliser des éclaircissements moyens du matériel variant dans le rapport de 1 à 100.000 environ.

Il est possible, avec ce luminaire, de produire des brillances colorées de même valeur qu'une brillance blanche donnée, à condition que le facteur de transmission du verre coloré excède de 2 à 3 0/0.

L'égalisation sera réalisée, par une photométrie hétérochrome directe effectuée par un obturateur visant les deux boîtes, ou bien elle sera définie au moyen d'un nitomètre auxiliaire et comportera également une vis à photométrie hétérochrome effectuée dans les conditions optima. Enfin, compte tenu de la température de couleur de la source primaire, de la courbe de transmission du filtre et de l'étalonnage en blanc, il sera possible de définir par le calcul les fonctions équivalentes d'index blanches et colorées.

La figure 1 permet d'apprécier les longueurs d'ondes des lumières colorées employées.

CHAPITRE III

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

Choix du matériel. — Les animaux qui constituent mon matériel d'étude sont choisis de telle sorte qu'ils présentent la plus grande diversité quant à la structure de l'œil et principalement de leur rétine. L'un de mes buts a été de chercher à dissocier quelle part revient, dans les phénomènes que j'étudie, aux deux types classiques de cellules visuelles, les cônes et les bâtonnets. C'est pourquoi, je compare le comportement et les réactions pupillaires d'animaux qui ne possèdent que des cellules à cônes, tels que les Lézards et les Tortues de nos régions, d'animaux qui n'ont que des bâtonnets (Mammifères rongeurs) et d'animaux qui présentent les deux sortes d'éléments en proportions très variables (Batraciens, Oiseaux diurnes et nocturnes). Afin d'apprécier le rôle que peuvent jouer certains pigments rétinien dans la perception des couleurs, je compare des rétines renfermant des gouttes huileuses jaunes ; jaunes orangées et rouges en proportions très variables. Les rétines des Lézards et des Chouettes notamment ne renferment que des gouttes jaunes ; celles des Tortues et des Oiseaux diurnes

présentent une mosaïque de ces trois sortes d'inclusions lipoïdiques.

Voici la liste des espèces que j'ai soumises à l'expérimentation.

	<i>Athene noctua</i> Scop.
Mammifères	<i>Syrnium aluco</i> L.
	<i>Otus vulgaris</i> Flem.
<i>Cavia porcellus</i> L.	
<i>Myoxus quercinus</i> L.	Reptiles
	<i>Emys orbicularis</i> L.
Oiseaux	<i>Lacerta muralis</i> L.
<i>Columba palumbus</i> L.	
<i>Turtur turtur</i> L.	Batraciens
<i>Meleagris gallopavo</i> L.	
<i>Gallus domesticus</i> L.	<i>Rana temporaria</i> L.
<i>Passer domesticus</i> L.	<i>Bufo vulgaris</i> L.

Les figures 2 à 6 permettent d'apprécier cette diversité de structure. Pour une documentation plus complète, il suffit de se reporter aux récentes recherches de M.-L. VERRIER sur l'Histo-physiologie comparée de la rétine des Vertébrés.

Méthode de travail. — Nous avons poursuivi nos recherches selon trois méthodes :

1° Pupilloscopie, études pratiquées à l'aide de lumières colorées projetées à travers le photomètre.

2° Méthode des appâts colorés (grains et morceaux de viande).

3° Méthode des faisceaux lumineux passant à travers des verres colorés à l'aide de 2 photomètres et projetés sur des grains disséminés dans une cage en verre dont le sol, le plafond et tous les côtés sont tendus de papiers noirs, sauf l'endroit par où passent les rayons lumineux colorés — le laboratoire étant plongé dans l'obscurité.

1. Oiseaux Diurnes.

Nous avons pratiqué, par la suite, de nombreuses observations sur le sens de la lumière et le sens de la couleur chez les Oiseaux diurnes, spécialement chez les Poulets et les Poussins. Nous avons

trouvé qu'ils étaient guidés dans la recherche de la nourriture uniquement par l'œil, ainsi d'ailleurs que les Dindons, les Moineaux, les Pigeons et les Tourterelles.

Ces expériences ont été faites tant au laboratoire de M. RABAUD, à la Sorbonne, qu'à l'Hospice national des Quinze-Vingt, et dans un petit laboratoire personnel installé à notre domicile, à proximité d'une basse-cour.

Le dispositif lumineux de recherche était composé d'un appareil semblable à celui décrit précédemment et de verres colorés ; comme appâts, nous avons employé des grains de riz crus et cuits. Nous avons repris les expériences ensuite avec des grains de blé, enfin avec des grains de mil. Ces appâts ont été disposés dans une cage sur une feuille de papier noir, selon la façon indiquée ci-dessus, à l'occasion des premières expériences mentionnées.

Les Poulets picotaient les grains dans l'ordre : rien dans l'infra-rouge, mais parfaitement bien dans l'orange et le rouge, dans le jaune et le vert, moins bien dans le vert-bleu et le bleu ; ils laissaient ceux qui se trouvaient dans le violet et que nous distinguons pourtant nous-mêmes distinctement. En résumé, les grains étaient invisibles pour les Poulets aussi bien dans l'infra-rouge que dans le violet et l'ultra-violet.

Après avoir adapté les Poulets à l'obscurité pendant quelques minutes, ceux-ci n'ont pas modifié leur manière d'agir, peut-être le rouge orange gagnait-il encore plus de faveur.

Des Poussins de 48 heures et des Pigeons ont manifesté les mêmes propriétés dans les mêmes conditions ; des Dindons également.

Nous avons projeté ensuite le spectre solaire et nous avons pu constater les mêmes résultats, c'est-à-dire que les Poules, Pigeons, Tourterelles, Dindons et Poussins étaient attirés toujours et d'abord par les plus grandes longueurs d'ondes vers les extrémités qui nous apparaissaient à nous-même plus claires.

En reprenant les précédentes expériences avec les verres colorés, mais en faisant varier l'intensité de la source lumineuse, de telle sorte que le rouge devenait sombre, tandis que le bleu apparaissait clair, les Oiseaux délaissaient le rouge sombre pour la partie bleue la plus éclairée. Si l'on supprimait la lumière rapidement, les Oiseaux s'arrêtaient de picoter dans l'obscurité. A l'aide du photomètre, après applications d'écrans en zinc à ouverture

centrale de différentes dimensions, réglable devant la source lumineuse teintée, et qui formaient successivement un diaphragme plus ou moins ouvert à volonté, nous avons pu faire varier l'éclairage d'un maximum, soit progressivement, soit brusquement, jusqu'à zéro. Les résultats d'adaptation de la rétine des Oiseaux étudiés montrent, après de nombreux essais, que chez les Oiseaux diurnes il existe une augmentation très nette de la sensibilité lumineuse par adaptation à l'obscurité. Si l'on donne en effet à des Poules affamées durant $1/2$ à 1 jour des grains dans la lumière, elles picotent dans le décroissement de la lumière encore avec sûreté et uniformité. Si la lumière décroît rapidement jusqu'à une certaine limite, elles arrêtent de picoter. Qui plus est, cette limite de l'intensité lumineuse dans des conditions identiques et dans les mêmes conditions d'adaptation est uniforme, ainsi d'ailleurs que Hess l'a constaté. Reprenons donc un par un ses différents essais, en nous servant ici du luminaire étalonné pour l'étude du phototropisme et des réactions oculaires (voir chapitre II).

Dans une chambre noire éclairée par le système décrit plus haut et muni d'un diaphragme ouvert à 45 millimètres, les grains répandus sur le sol étaient bien visibles ; le Poulet picotait aussitôt. Le diaphragme étant alors ramené brusquement à 21 millimètres les grains n'étaient plus visibles pour l'œil humain ni pour le Poulet. On fit alors l'obscurité complète pendant 5 minutes, puis on ouvrit progressivement le diaphragme. A 10 millimètres nous apercevions les grains, et le Poulet aussi. Donc les Poulets peuvent, une fois adaptés, becqueter des grains qui sont invisibles pour l'œil humain peu ou pas adapté.

Chez le Faucon les résultats sont identiques, sauf que l'augmentation de sensibilité lumineuse par adaptation à l'obscurité se fait un peu plus lentement chez eux que chez l'homme. Également chez le Pigeon la limite de picotage n'est pas ou très peu plus haute que la limite de visibilité extrafovéale d'un œil humain adapté à l'obscurité pendant 1 à 2 heures. Ces expériences concordent, répétons-le, absolument avec les résultats obtenus par Carl Hess.

Il nous a été donné d'observer tout récemment un petit Faucon que possédait un garde forestier. Celui-ci a bien voulu nous confier l'animal pour reprendre nos expériences.

Nous avons placé le jeune Faucon devant un morceau de viande sur lequel nous avons dirigé un faisceau lumineux passant à tra-

vers des verres colorés à l'aide du système employé précédemment, et nous sommes arrivés aux mêmes conclusions. Le rapace détendait sa tête comme un ressort pour capturer sa proie, dès que l'appât se trouvait dans l'extrémité la moins réfrangible du spectre, alors qu'il restait insensible quand la viande recevait les rayons bleu vert et violet du côté des ondes courtes.

Ces résultats concordent encore avec ceux observés par Carl HESS et les expériences faites en lumière homogène montrent que l'éclairage dans lequel se trouvent les appâts est en relation avec l'endroit où l'animal commence à picoter, soit à capturer sa proie.

A éclairage égal, le rouge orange attire toujours le premier. Si l'éclat de cette couleur diminue et que d'autres parties du spectre deviennent plus vives, la partie la plus éclairée est la plus utilisée.

Détail de quelques expériences.

A. Expériences avec appâts constitués par des grains de riz colorés extemporanément par des produits chimiques, bleu de méthylène, carmin, rouge neutre, orange G.

Expérience	I. Grains bleu foncé + Gr. rouge clair.
—	II. — bleu clair + rouge foncé.
—	III. — bleu clair + rouge clair.
—	IV. — bleu foncé + rouge foncé.
—	V. Mélange en parties égales des 4.
—	VI. Riz naturel mélangé aux 4 autres.
—	VII. Grains orange + bleu clair.
—	VIII. — orange + bleu foncé.
—	IX. — orange + rouge clair.
—	X. — orange + rouge foncé.
—	XI. — orange + riz nature.
—	XII. Mélange en parties égales de toutes les sortes.

Les expériences sont faites chaque fois avec trois Tourterelles et trois Pigeons. Les épreuves sont répétées à plusieurs jours d'intervalles.

La Tourterelle, le Pigeon, relativement à jeun, mis en présence de grain bleu foncé et rouge clair, montrent d'une façon très nette une attraction très marquée pour ces derniers. Ils paraissent, sinon atteints de cécité pour le bleu foncé, du moins attirés bien davan-

tage par le rouge clair, ils recherchent les grains rouge clair épars parmi les grains bleu qu'ils délaissent.

L'expérience est refaite avec des grains rouge foncé et bleu clair. Seuls les grains bleu clair sont recherchés.

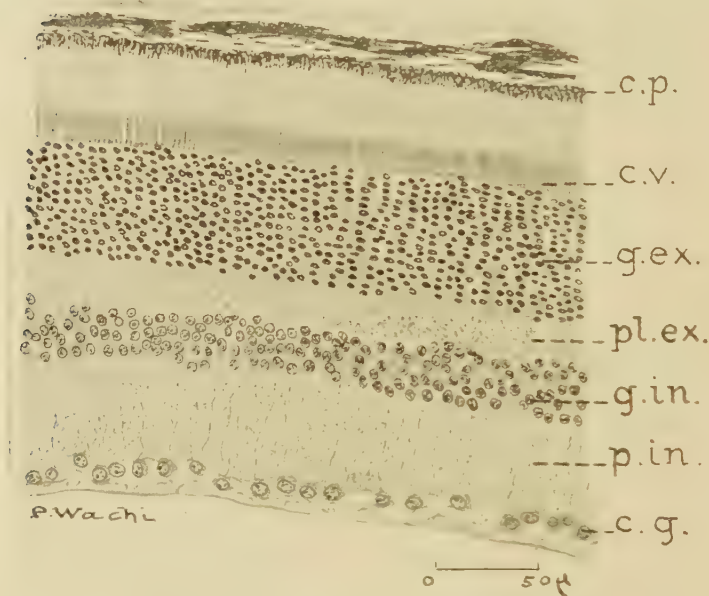


Fig. 2. — Coupe transversale de la rétine de *Myoxus quercinus*.

c. g., cellules ganglionnaires ; *c. p.*, cellules pigmentaires ; *c. v.*, cellules visuelles ; *g. ex.*, grains externes ; *g. in.*, grains internes ; *pl. ex.*, couche plexiforme externe ; *p. in.*, couche plexiforme interne.

A noter une expérience due au hasard. Des Loirs, échappés au Laboratoire et impossibles à capturer pendant quelques jours, ont découvert les lots de grains colorés placés dans des cristallisoirs. Ils se sont attaqués uniquement aux grains rouge clair.

B. Faisceaux lumineux passant à travers des verres rouge, bleu, jaune, vert.

Deux photomètres sont disposés parallèlement devant l'une des

faces d'un aquarium rectangulaire de 75 centimètres de long sur 45 centimètres de large et entouré de papier noir sauf sur une face pour permettre l'observation.

Le fond de l'aquarium est recouvert de grains de riz.

On emploie les verres rouge et bleu
rouge et jaune
rouge et vert
jaune et bleu
rouge, bleu, rouge.

Les animaux évoluent dans la cage en verre de l'aquarium. Ils sont mis quelques minutes à l'obscurité. Dès l'apparition de la lumière, les deux Pigeons et les deux Tourterelles manifestent de l'activité qui augmente avec l'intensité de l'éclairage. Le phénomène se manifeste chaque fois que l'on change la couleur de l'éclairage.

Entre 10 et 80 centimètres les Oiseaux considérés picotent les grains de riz sur toute l'étendue de la plage colorée par les faisceaux lumineux rouges, jaunes, bleus avec une préférence marquée pour le rouge. Si l'on supprime indistinctement une source lumineuse, les Oiseaux se dirigent vers ce qui reste de plage éclairé, quelqu'en soit la couleur.

Pour obtenir des intensités d'apparence égales, les index sont placés pour le bleu à 20 centimètres, pour le jaune à 50 centimètres, pour le rouge, à 70 centimètres.

Avec les deux boîtes, en variant l'intensité de 20 à 70 centimètres, les Tourterelles et les Pigeons prennent indifféremment les grains de riz, qu'ils soient naturels, colorés par une lumière bleue, rouge ou jaune.

Les animaux montrent plus d'activité quand la lumière est plus intense; ils exigent quelques instants pour s'adapter à chaque changement de lumière.

C. Sur le plateau de la cage, vers 15 heures, on dispose de petites zones de grains colorés, nous obtenons alors :

Rouge clair ++	Bleu foncé +
Bleu clair ++	Rouge foncé neutre +
Blanc +++	Orange +

On mélange ensuite le tout sur le plateau ; il reste seulement les grains oranges et rouges foncés ainsi que quelques grains bleus foncés.

D. Nous avons pris les cages habituelles des Oiseaux. Les grains ont été placés sur les plateaux recouverts de papiers noirs. Ils ont d'abord été mis en petits tas, puis à plat, comme semés et mélangés. Les expériences ont été faites en ajoutant des grains de diverses couleurs à des grains naturels.

Nous avons le résultat suivant. *Grains en petits tas* :

Rouge clair ++	Bleu foncé +
Bleu clair ++	Rouge neutre +
Blanc +++	Orange ++

On mélange ensuite le tout sur le plateau. Les Tourterelles picotent avidement tous les grains, en commençant par les plus clairs quelle que soit leur couleur.

Le Pigeon se comporte comme la Tourterelle. Il n'y a d'exception que pour les grains orangé, qui les attirent, comme les grains bleu et rouge clair, plus qu'ils n'attirent la Tourterelle.

Pigeons :

Blanc ++++ rouge clair, bleu clair +++ bleu foncé, orange ++ rouge foncé +.

L'orange attire davantage le Pigeon que la Tourterelle.

Index bleu à 20 centimètres
jaune à 50 centimètres
rouge à 70 centimètres.

Les Pigeons et les Tourterelles picotent les grains de riz dans tous les faisceaux lumineux colorés en rouge, en bleu, en jaune, indistinctement et indifféremment. Dans l'obscurité, arrêt de la vie active, les Oiseaux n'aperçoivent pas les grains que l'observateur reconnaît. Dès l'apparition d'une lumière, même discrète, les Oiseaux s'alimentent, il en est ainsi également, même après une courte pause d'adaptation.

2. Oiseaux nocturnes.

Il était intéressant de renouveler les expériences du sens de la couleur et de l'adaptation des Oiseaux nocturnes en prenant les spécimens suivants : Hibou, Chevêche, Hulotte.

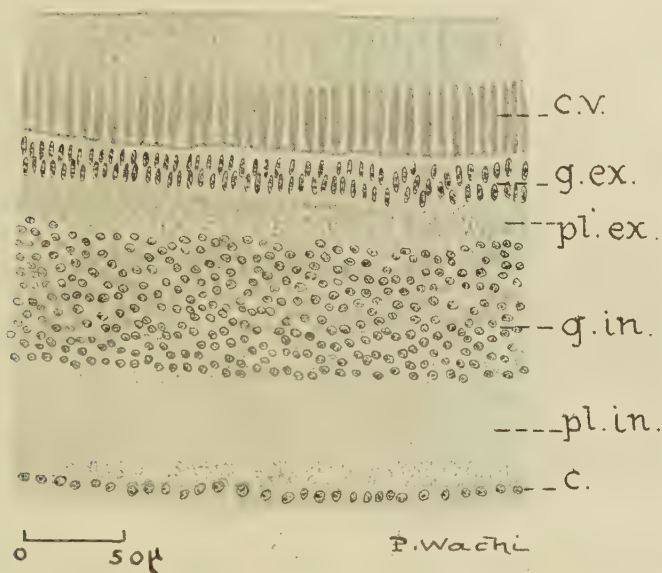


Fig. 3. — Coupe de la rétine, d'*Athene noctua*, région périphérique. A noter qu'il n'existe qu'une seule forme de cellules visuelles, comparables à des bâtonnets.

c, cellules ganglionnaires ; *c. v*, cellules visuelles ; *g. ex.*, grains externes ; *g. in.*, grains internes ; *pl. ex.*, couche plexiforme externe ; *pl. in.*, couche plexiforme interne.

Si on place un Hibou qui a été plusieurs heures au soleil devant une surface mate et noire éclairée modérément et que l'on fasse remuer un appât constitué par un morceau de viande blanchâtre attaché à un long fil noir, l'animal happe tout de suite la viande quand celle-ci se trouve dans le rouge, le jaune et le vert, visible aussi pour l'œil humain. Vers l'extrémité à ondes courtes, notre

Oiseau adapté au clair voit une étendue du spectre plus grande que les Oiseaux diurnes étudiés précédemment, mais en manquant toutefois de précision dans le bleu et le violet. Des Hiboux adaptés



Fig. 4. — Coupe de la fovéa d'*Athene noctua*. A noter qu'il n'existe qu'une seule forme de cellules visuelles apparentées indiscutablement aux bâtonnets classiques.

c. g., cellules ganglionnaires; *c. v.*, cellules visuelles; *g. ex.*, grains externes; *g. in.*, grains internes; *pl. ex.*, couche plexiforme externe; *pl. in.*, couche plexiforme interne.

plus longtemps à l'obscurité happent encore dans le bleu et le violet.

En général dans un spectre faiblement éclairé ils sont plus actifs

dans les endroits qui paraissent les plus clairs à l'œil humain adapté à l'obscurité. L'endroit le plus clair pour le Hibou adapté à l'obscurité, dans un spectre moyennement éclairé, semble être proche de nous, placés dans les mêmes conditions ; et si le Hibou vers les extrémités à ondes courtes paraît à son aise, c'est d'une façon insignifiante qui ne doit pas être retenue.

Continuant ensuite nos études, avec les mêmes moyens, nous avons renouvelé les expériences de Hess. Pour 3 Hiboux à oreilles, qui étaient restés 6 heures en plein soleil, la limite de happage était de 5 minutes à 5 minutes entre lesquelles la chambre était obscure. Nous avons repris également l'expérience avec un gant noir qui laissait à nu l'index sur lequel nous placions l'appât devant la tête de l'animal. Quand celui-ci voyait le morceau de viande, il le happait. Chez les Poulets, l'expérience était plus facile, car en cessant de picoter les grains dans l'obscurité le bruit caractéristique du bec sur le sol cessait également. Le moyen ingénieux décrit par Hess a tourné heureusement la difficulté, c'est la raison pour laquelle nous l'avons aussi employé.

Les résultats obtenus confirment que, même après séjour de plusieurs heures au soleil, l'acuité visuelle des Hiboux remis à l'obscurité augmente rapidement dans la première demi-heure, et ensuite n'augmente presque plus. L'étendue de l'adaptation à l'obscurité montre que celle-ci ne semble pas être beaucoup plus grande que dans l'œil humain normal.

3. Sur le jeu pupillaire des Oiseaux par excitation lumineuse.

Il y a lieu tout d'abord d'admettre que les processus déterminés par les radiations colorées dans l'appareil percepteur de l'œil du Poulet sont semblables ou identiques à ceux de l'œil humain. Chez les diurnes, toutes les espèces considérées possèdent un maximum dans la région allant du jaune rouge jusqu'au jaune, et marquent un raccourcissement du spectre du côté des ondes courtes ; il est d'autant plus rapide que l'adaptation à l'obscur a été plus faible.

Pour l'œil du nocturne adapté à l'obscurité, le maximum se trouve dans le vert jaune jusqu'au vert et diminue un peu plus lentement dans la direction des ondes courtes. Ce maximum de l'excitation motrice va ici du jaune rouge jusqu'au jaune, puis descend

rapidement vers les ondes courtes. On a cherché la raison de ces phénomènes dans la présence des filtres colorés jaunes, oranges et rouges. Nous verrons plus loin ce qu'il faut retenir de cette affirmation, ainsi que de celle qui repose sur l'idée que le pourpre et les bâtonnets sont l'essentiel de l'adaptation à l'obscurité.

L'opinion courante, depuis PARINAUD, sur ce que l'on a appelé l'héméralopie des Oiseaux a donc été contredite formellement, malgré la prédominance en cônes de la rétine des Poulets, leur adaptation équivalant à peu près à celle de l'œil humain. Plus loin nous démontrerons que le même phénomène existe chez la Tortue dont la rétine ne contient que des cônes. Ces cônes peuvent donc s'adapter. Inversement, l'éblouissement n'est pas le fait des bâtonnets et du pourpre ; par exemple, chez les Hulottes dont la rétine est à prédominance de bâtonnets et contient du pourpre : en effet, si on garde pendant plusieurs heures ces animaux dans l'obscurité, on n'observe aucun mouvement de fuite, ni de clignement quand on projette un faisceau lumineux clair.

En général, si les animaux restent un peu de temps dans l'obscurité, le premier signe de réaction à la lumière apparaît plus tard chez les nocturnes que chez les diurnes ; chez les premiers, s'ils sont restés au soleil avant de passer à l'obscurité, nous pouvons attendre jusqu'à une demi-heure avant d'obtenir une réaction par éclairage, alors que chez différents diurnes, une réaction se produit généralement après quelques minutes, même si elle n'est pas très marquée.

En dehors des si intéressants travaux de HESS, que nous avons essayé de reprendre impartialement pour en vérifier les résultats, des recherches sur l'action motrice pupillaire de la lumière spectrale au niveau de l'œil des Oiseaux avaient été faites par ABELSDORFF. Les expériences consistaient à prendre des verres de couleur à travers lesquels il projetait une source lumineuse sur des yeux de Pigeons et de Chouettes. Il trouva, en changeant l'éclairage à une même intensité de bleu et de rouge, sur l'œil du Pigeon un rétrécissement de la pupille dans le rouge ; par contre dans le bleu pour les nocturnes. Ce n'était pas seulement le cas quand le bleu paraissait plus clair que le rouge à un homme complètement aveugle aux couleurs, mais même aussi lorsque, par superposition de plusieurs verres bleus, on faisait paraître à cet homme le bleu et le rouge également clairs. ABELSDORFF rapprochait cette action

prévalente des rayons bleus de l'absence de gouttes huileuses plus fortement colorées et du pigment de la macule dans la rétine du Hibou.

Donc, les différences qui existent entre l'œil humain et celui de la Poule sont moindres, en effet, que celles qui existent entre un œil normal et un œil aveugle aux couleurs. Le fait que le Poulet reconnaît les différentes couleurs des grains de riz colorés ne signifie pas qu'il perçoit les couleurs comme il nous arrive ; mais leurs qualités visuelles, disait déjà HESS, paraissent semblables à celles de l'homme normal. Chez celui-ci, on trouve un grand nombre d'aveugles au rouge et vert ; on a pu établir aussi qu'une grande quantité de Poules l'était également. HESS a étudié la question d'après les particularités anatomiques de ces yeux. Cet auteur a observé le raccourcissement du spectre à l'extrémité à ondes courtes chez les Oiseaux diurnes où il atteint le vert et bleu ; le phénomène serait produit par des boules huileuses colorées qui sont dans la rétine de l'Oiseau, entre les prolongements internes et externes des cônes. Il a pu observer un raccourcissement même plus fort chez des Tortues ; la différence de raccourcissement serait en rapport avec la coloration de ces boules huileuses. Chez les Oiseaux nocturnes, il a trouvé la plupart des boules colorées d'un jaune pâle allant jusqu'au marron, et ici le spectre est moins raccourci que chez les diurnes.

Les différences entre l'œil des diurnes et celui des Tortues sont mesurables jusqu'à un certain point, toujours d'après HESS. Il conclut que le plumage des Oiseaux représente une parure qui correspond au plus fort raccourcissement du spectre, et que la rétine de ces Oiseaux à plumage très brillant possède les mêmes gouttes d'huile pareillement colorées que le plumage des Poules. De même les fruits qui servent de nourriture dans nos régions aux Oiseaux sont surtout rouges et jaunes ; les fruits qui nous paraissent bleus, autant que l'on puisse chercher, se distinguent de la masse environnante par un bleu foncé, presque noir pour notre œil, et pour les Oiseaux à spectre raccourci, ils se distinguent davantage par leur couleur foncée plutôt que par leur coloration de ce qui les environne.

D'après HESS : les prolongements externes des cônes sont protégés, par les boules colorées qui sont placées devant eux, contre les effets de lumières à ondes courtes, de même que la partie sensible

de la rétine humaine en son milieu est protégée par le pigment jaune de la macula. En partant de là, il apparaît que les cônes des Oiseaux nocturnes, qui sont beaucoup moins atteints par la lumière éclatante, contiennent des boules colorées faiblement jaunes ou marrons. Cependant chez la Tortue nous trouvons des cônes avec des boules rouges jaunes, rouges, même chez les Tortues à activité nocturne. Nous trouvons d'autre part dans l'œil des Reptiles qui sont généralement en plein soleil, comme les Lézards, des boules faiblement teintées de jaune, dont la couleur est encore moindre que celle des boules des Oiseaux nocturnes. N'y a-t-il pas là autant de questions qui demandent explication ?

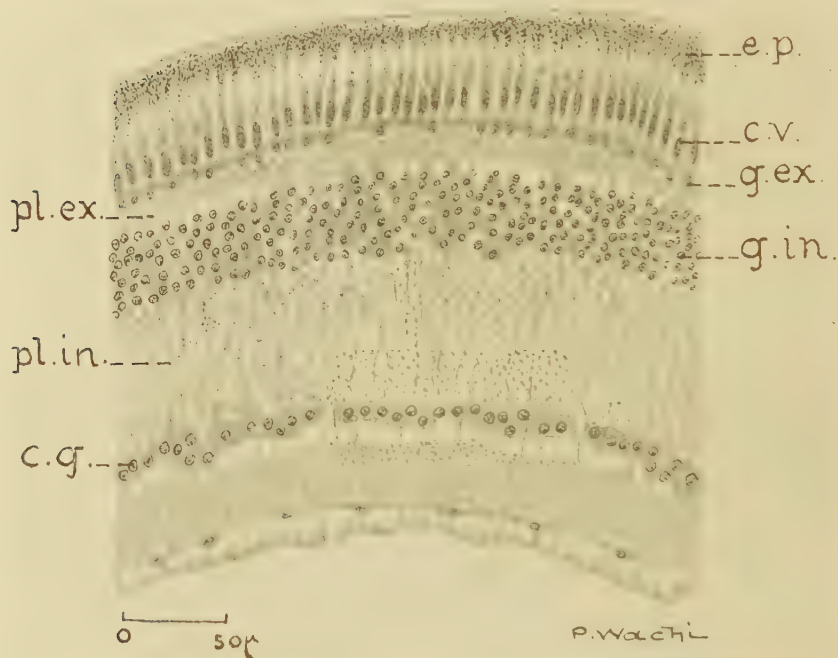


Fig. 5. — Coupe transversale de la rétine de *Lacerta muralis*.

c. g., cellules ganglionnaires ; *c. v.*, cellules visuelles ; *c. p.*, épithélium pigmentaire ; *pl. ex.*, couche plexiforme externe ; *pl. in.*, couche plexiforme interne.

4. Sens chromatique chez les reptiles.

A la limite de visibilité pour l'œil humain, une Tortue saisit l'appât présenté dans le tunnel inventé et mis au point par Hess, dès qu'apparaît une lumière rouge. La Tortue est ensuite adaptée

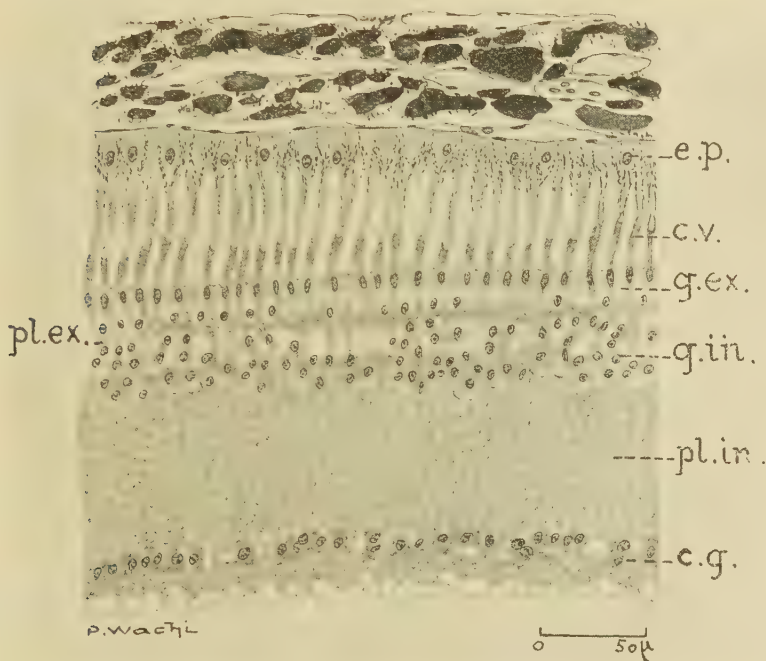


Fig. 6. — Coupe transversale de la rétine de *Cistudo orbicularis*.

c. g., cellules ganglionnaires; *c. v.*, cellules visuelles; *e. p.*, épithélium pigmentaire; *g. ex.*, grains externes; *g. in.*, grains internes; *pl. ex.*, couche plexiforme externe; *pl. in.*, couche plexiforme interne.

au clair, elle ne saisit pas tout de suite l'appât dans l'obscurité relative où notre œil voit encore après quelques secondes. Dans le bleu, la Tortue ne happe pas l'appât, mais l'animal voit néanmoins aussi bien en lumière diminuée qu'en lumière fortement éclairée. D'autre part, il est exact que l'amplitude de l'augmenta-

tion de sensibilité par l'adaptation à l'obscurité soit, en grandeur, analogue à celle de l'œil humain voyant à travers un verre coloré orange.

Des Lézards observés pendant longtemps à différentes reprises, avec beaucoup de patience, nous ont donné quelques résultats qui paraissent devoir concorder.

5. L'adaptation à la lumière chez les Vertébrés.

Chez les Amphibiens, mêmes constatations. Nous avons pris un Crapaud commun. L'adaptation à la lumière était sensiblement équivalente à celle de l'Homme ; quand on présentait à l'animal des larves d'insectes en faisant varier l'éclairage, le Crapaud, précédemment bien adapté à l'obscurité, voyait encore l'objet avec une lumière plus faible que celle qui nous permettait à nous de le voir. En outre, il ne montrait aucune gêne en pleine lumière.

Ainsi, de l'Homme au Crapaud, en passant par les Oiseaux et les Reptiles, le sens de l'adaptation et le sens chromatique de la vision paraissent être les mêmes à peu de chose près, — ou du moins ils se comportent de la même façon.

En résumé, les Poules sont aptes à s'adapter dans l'obscurité quoique possédant une rétine riche en cônes ; il en est de même de la Tortue.

Les modifications de la sensibilité lumineuse par adaptation à l'obscur existent chez les Oiseaux diurnes ; maintenus longtemps à l'obscurité, ils picotent des graines jusque dans une très faible lumière. La sensibilité se manifeste après passage du clair à l'obscur comme pour l'œil humain, d'abord très rapidement, ensuite plus lentement. Le phénomène de Purkinje, se traduisant par une modification de la capacité d'adaptation par décroissement lumineux de différentes clartés de lumières colorées, se manifeste aussi jusqu'à un certain point dans les yeux des Oiseaux diurnes examinés, ainsi que dans l'œil de la Tortue. Hess a donc eu le grand mérite de montrer le premier le peu de solidité des affirmations courantes, d'après lesquelles le phénomène de Purkinje ne se produit dans ses modifications adaptatives que dans les bâtonnets, et leur contenu pourpre.

Le degré de contraction pupillaire pour les lumières de même

intensité lumineuse dans des tons divers, varie suivant le ton et l'éclat de ce ton. Le rouge et le jaune font contracter la pupille davantage que le vert et le bleu de même intensité lumineuse. On a pu ainsi mesurer, par l'amplitude de la réaction pupillaire, la sensibilité chromatique de la rétine.

6. Remarques.

Nos expériences, renouvelées de Hess, confirment les résultats obtenus par cet auteur. Mais certains points demeurent encore flous et demandent une interprétation plus complète à la faveur des éléments que nous possédons actuellement. L'histo-physiologie comparée dans la vision des Vertébrés et les découvertes récentes, les travaux de Mlle M.-L. VERRIER au laboratoire de M. le professeur E. RABAUD, nous permettront à la fin de ce chapitre d'apporter notre contribution au problème complexe que comporte cette étude.

Se basant sur ses expériences, Carl Hess avait interprété la prédominance de la vision crépusculaire chez les Oiseaux nocturnes par une sorte de stupidité qu'ont ces animaux, qui vivent surtout dans le calme de la nuit, à se comporter pendant le jour devant des ennemis inhabituels. Pourtant, les Hibous trouvent facilement leur nourriture le jour, les naturalistes l'ont affirmé bien souvent.

Les animaux de nuit voient certes mal dans des lumières qui sont pour nous aveuglantes. On a émis l'hypothèse que cette gêne, apportée dans l'œil humain adapté à l'obscur par une lumière très vive, se manifeste par une forte décomposition du pourpre dans les bâtonnets. On ne peut cependant pas conclure que la gêne dans les yeux riches en bâtonnets se produit par la décomposition du pourpre, car ni le Hibou, ni la Poule ne sont gênés par une forte lumière après un stage prolongé dans l'obscurité.

Les rétines des Poules, des Pigeons, possèdent des cônes et des bâtonnets dans les parties antérieures et inférieures, et les bâtonnets sont rares dans les parties postéro-supérieures.

Les rétines des Oiseaux nocturnes, d'après SCHULTZE, possèdent des cônes tirés en arrière, et des bâtonnets en grand nombre. KRAUSE annonce que le Hibou a presque autant de cônes que le Faucon. GREEFF dit que les bâtonnets dominent. Toutes ces données

sont contradictoires il est vrai ; mais Hess a éclairé la question en concluant par la description de prolongements externes des cônes représentant l'appareil perceptif optique, les boules colorées étant entre les prolongements externes et internes.

Tous ces documents démontrent que la dualité finaliste des cônes et des bâtonnets, le rôle du pourpre, sont ébranlés, surtout depuis les travaux de Hess ; il n'en reste pas moins que le comportement visuel des animaux étudiés donne encore matière à discussions. Pourquoi en effet, écrit ROCHON-DUVIGNEAUD, des animaux à vision diurne ou nocturne vivent-ils spécialement le jour ou la nuit ? Pourquoi ces animaux, s'ils sont guidés uniquement par l'œil dans la recherche de leur nourriture et s'ils réagissent presque tous de la même manière à la lumière et à la couleur, mènent-ils deux genres d'existence qui paraissent aussi distincts ?

Si, pour nos cellules visuelles, toute la différence consistait seulement dans la différence de grosseur du filament terminal, s'il manquait la différenciation en bâtonnets et en cônes, il ne serait probablement jamais venu à l'esprit de personne de leur attribuer une différence fonctionnelle, dit OVIO.

Ce sont donc les expériences de Hess qui ont ébranlé la théorie de la duplicité, démontrant que l'adaptation se produit, soit sur notre région fovéaire, soit chez des animaux dont les yeux ont des rétines presque exclusivement pourvues de cônes.

On doit aujourd'hui exclure l'hypothèse que le phénomène de l'adaptation soit une fonction inhérente aux bâtonnets seulement, et en dépendance directe du pourpre rétinien. La surface sensible de la rétine, quand on diminue la lumière, est loin d'augmenter proportionnellement à la diminution de la lumière : le pigment rétinien agit par les déplacements qu'il subit lui-même, augmentant ou diminuant selon que la lumière disparaît ou pénètre. Hypothèse insuffisante ; il s'agit plutôt de phénomènes d'échanges de la rétine, qui peuvent provenir de processus d'assimilation ou de désassimilation, de corps chimiques, de vitamines, — sous l'influence de phénomènes d'irritabilité, de brillance, d'excitabilité, de contrastes, d'électrons, de radiations. Toutes théories séduisantes et diverses, qui pourtant ne satisfont pas.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

RECHERCHES SUR LA VISION DE *FALCO SUBBUTEO*

Etant donné l'état actuel de nos connaissances sur la vision des Oiseaux, il m'a paru utile de compléter et de préciser certaines recherches sur ce sujet en m'adressant à l'une des espèces parmi les mieux douées sous le rapport de l'acuité visuelle.

1. Structure de la rétine.

Cette rétine est du type de toute rétine d'Oiseau diurne. Celle-ci étant suffisamment connue dans ses grandes lignes, je ne saurais m'attarder longuement ici sur la structure de la rétine de *Falco*

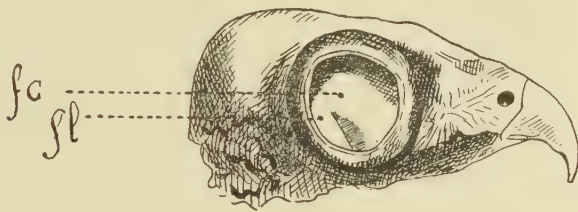


Fig. 7. — Position relative des foveæ centrale et latérale de *Falco subbuteo*. Le segment antérieur de l'œil a été enlevé.

f. c., fovea centrale; *f. l.*, fovea latérale.

subbuteo. Il est cependant un fait important, qu'il convient de souligner : cette rétine renferme deux foveæ, l'une centrale, l'autre latérale (fig. 7), comme beaucoup de Rapaces diurnes, mais la

différence entre la complexité de la fovéa centrale et la relative simplicité de la fovéa latérale est plus marquée que partout ailleurs. Les deux figures de la Planche VII mettent en évidence une telle opposition.

Ces deux fovea forment chacune une dépression, trois fois plus profonde dans le cas de la fovéa centrale que dans le cas de la fovéa latérale. Comme dans toute fovéa, les franges de l'épithélium pigmentaire sont plus hautes et toutes les assises rétiniennes, exception faite de la couche des cellules visuelles, diminuent progressivement jusqu'à faire défaut au centre même de la dépression. Les cellules visuelles y sont toutes du même type; ce sont des éléments allongés, d'une hauteur totale de 150 μ ; le segment externe très long et très mince comprend le tiers environ de la hauteur totale de la cellule; il surmonte une boule colorée jaune ou rouge. L'ellipsoïde, à peine plus long, se renfle légèrement au niveau de son 1/3 supérieur. Le myoïde n'est qu'un mince filament.

Régions périfovéales. — Les couches rétiniennes des régions périfovéales redeviennent parallèles, comme dans tout schéma classique de rétine. L'épaisseur totale de la rétine est, à 2 millimètres de la fovéa, de 450 μ environ. Les grains externes sont superposés sur 3 à 4 rangs, les grains internes sur 7 à 8, les cellules ganglionnaires sur 2 rangs seulement.

Les cellules visuelles occupent le tiers environ de l'épaisseur totale de la rétine. On peut y distinguer trois sortes d'éléments visuels :

a) Les uns, porteurs de gouttes huileuses entre les segments internes et externes, rappellent les cellules visuelles de la fovéa; ils sont cependant plus courts et moins grêles. Leur hauteur totale est de 100 μ , celle du segment externe de 10 μ , celle de l'ellipsoïde 20 μ , la largeur de l'ellipsoïde atteint au maximum, au tiers supérieur, 15 μ .

b) A côté de ces éléments, et alternant à peu près régulièrement avec eux, d'autres existent, près de deux fois plus hauts (longueur totale : 200 μ), à segment externe cylindrique et d'une longueur égale à la moitié de l'élément tout entier. Ce segment surmonte, sans interposition de goutte huileuse, un ellipsoïde globuleux; le myoïde est très long et très mince. Cet ensemble de caractères rapproche ces cellules du type classique de la cellule à bâtonnets de nombreux Mammifères et Téléostéens.

c) Enfin on peut distinguer une troisième forme d'éléments, qui

deviennent de plus en plus nombreux et de plus en plus volumineux à mesure que l'on s'éloigne de la fovéa. Ils sont caractérisés par un segment externe en forme de cône près de la fovéa, dont

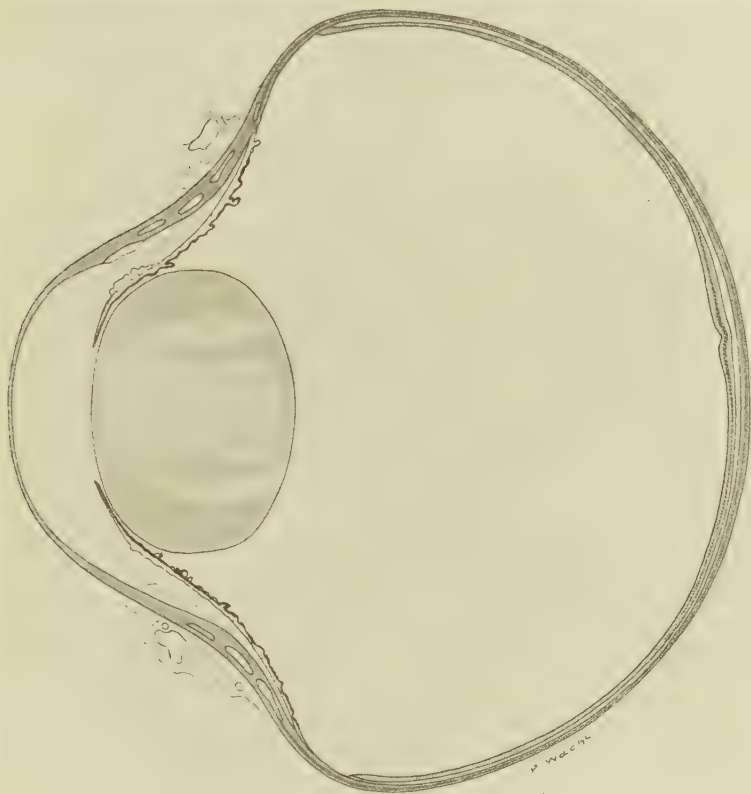


Fig. 8. — Coupe transversale verticale, passant par la fovéa centrale, de l'œil de *Falco subbuteo*. $\times 7$.

l'extrémité distale s'allonge, s'épaissit et devient peu à peu cylindrique à mesure que l'on s'éloigne de la fovéa. Un ellipsoïde très réduit surmonte un volumineux parabolôïde qui occupe la moitié de la hauteur totale de la cellule, celle-ci pouvant atteindre 50 μ environ. De telles cellules sont comparables aux bâtonnets typiques des Batraciens.

Régions périphériques. — Les régions périphériques présentent

une rétine sensiblement plus mince que les régions centrales du fond de l'œil (fig. 9). L'épaisseur totale est de 400 μ environ. Les grains externes comprennent 3 assises d'éléments, les grains internes 3, les cellules ganglionnaires sont sur une seule rangée.

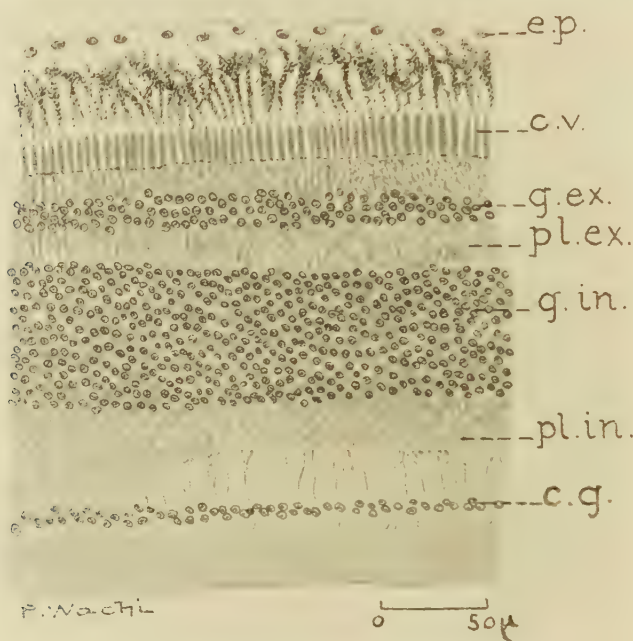


Fig. 9. — Coupe de la rétine de *Falco subbuteo*, région périphérique.

c. g., cellules ganglionnaires; c. v., cellules visuelles; e. p., épithélium pigmentaire; g. ex., grains externes; g. in., grains internes; pl. ex., couche plexiforme externe; pl. in., couche plexiforme interne.

Les cellules visuelles sont de deux sortes :

a) des cellules à gouttes huileuses jaunes et rouges, comparables à celles des régions périfovéales ;

b) des cellules à segments externes cylindriques et trapus, à paraboloïdes volumineux, comme des bâtonnets de Batraciens. Ces deux sortes d'éléments ont la même hauteur. Ils alternent à peu près régulièrement.

Il résulte de ces observations que la rétine de *Falco subbuteo* ne

renferme de cellules voisines du type classique des cellules à cônes, principalement à cause de la présence de gouttes huileuses, que sur une étendue très limitée, celle de la fovéa. Dans la presque totalité de la rétine, ces cellules alternent avec d'autres éléments comparables à des bâtonnets typiques, sans marquer une prédominance en accord avec les conclusions de SCHULTZE. On ne saurait donc suivre PARINAUD, von KRIES et leurs élèves, et voir dans la rétine des Oiseaux diurnes une des bases de la théorie dualiste.

2. Pourpre rétinien.

J'ai cherché à apprécier, par l'observation directe, la teneur des rétines de *Falco subbuteo* en pourpre rétinien. Après deux heures de séjour à l'obscurité, l'œil est énucléé en lumière rouge, la rétine disséquée et étalée sur une lame de verre, à la même lumière rouge. Examinée ensuite en lumière blanche, la rétine présente une très légère teinte rouge violacée qui disparaît très rapidement, en quelques secondes.

Sans doute s'agit-il là d'une trace de pourpre rétinien. En cela la rétine de *Falco subbuteo* se rapprocherait de la rétine de divers autres Rapaces diurnes, où de semblables constatations ont été faites.

Il est à souligner qu'il s'agit là de rétines extrêmement pauvres en pourpre rétinien. Or, je l'ai montré précédemment, il s'agit aussi de rétines où les cellules à bâtonnets sont fort nombreuses, aussi nombreuses que les cellules à cônes ; nous sommes donc autorisés à penser que les bâtonnets ne s'accompagnent pas toujours et obligatoirement de pourpre rétinien ; la présence ou l'absence de celui-ci sont indépendantes de la forme des cellules visuelles, contrairement aux affirmations de PARINAUD et de son école.

3. Boules colorées.

Comme toutes les rétines d'Oiseaux diurnes étudiées jusqu'à maintenant, la rétine de *Falco subbuteo* renferme des boules colorées.

Celles-ci, très solubles dans l'alcool et la plupart des réactifs de

la technique histologique, doivent être étudiées sur des tissus frais. Mais un étalement de rétine, tissu très fragile, comme l'on sait, ne peut être conservé le temps nécessaire à un examen prolongé de ces inclusions ; c'est pourquoi j'ai réalisé des montages dans la gélatine glycerinée, qui n'attaque en aucune manière la substance des boules et permet de conserver l'étalement de rétine 24 heures environ. Il suffit de déposer un fragment de gélatine glycerinée sur une lame de verre et de chauffer la lame très légèrement et très progressivement, jusqu'à fusion de la gélatine dans laquelle on étale le fragment de rétine à étudier. Le poids de la lamelle concourt à égaliser l'étalement.

Les trois sortes de boules colorées, jaune, jaune orangé et rouge, que l'on connaît chez les Oiseaux diurnes, coexistent. Les boules jaunes sont de beaucoup les plus nombreuses, les boules rouges sont les plus rares. La répartition est sensiblement uniforme dans tout le fond de l'œil, exception faite des régions fovéales, où le diamètre des boules est à tel point réduit que l'on a peine à reconnaître ces inclusions. Je n'ai pas eu à ma disposition un nombre d'animaux vivants suffisant pour faire des extraits de ces boules, et en faire l'étude spectrophotométrique ; mais, étant donné leurs couleurs, je suis autorisé à penser que leur pouvoir absorbant vis-à-vis des diverses radiations du spectre est comparable à celui mesuré par ROAF, ESCHER-DESRIVIÈRES et VERRIER chez le Poulet, la Tourterelle et le Pigeon.

La comparaison de la répartition des boules colorées chez *Falco subbuteo* et les autres Oiseaux diurnes mérite de retenir l'attention. Ici, le « champ rouge », décrit chez le Pigeon et la Mouette, caractérisé par une surabondance de boules rouges sur une portion bien déterminée de rétine, fait défaut. Toute ébauche d'un tel champ, telle qu'on peut la rencontrer chez la Tourterelle, par exemple, manque également. La rétine du Faucon se rapproche plutôt de celle des Gallinacés et de divers Rapaces diurnes, Buse, Milan, Crécerelle. Or, il s'agit dans tous les cas, d'espèces exclusivement diurnes. Ce comportement paraît donc indépendant de la nature et de la répartition des boules colorées des rétines. Et cette remarque a quelque importance, lorsque l'on sait le rôle que l'on a attribué à ces inclusions lipoidiques des cellules visuelles dans le mode d'activité de ces Oiseaux.

4. Immobilisation réflexe.

On sait, depuis les travaux d'Et. RABAUD, toute l'importance que peuvent prendre les excitations visuelles dans le déterminisme de l'immobilisation réflexe et de ses modalités.

Chez les Arthropodes Et. RABAUD a établi que l'étendue des surfaces sensibles est prépondérante. Il a ensuite repris la question, en collaboration avec M.-L. VERRIER, en s'adressant aux Oiseaux ; ces auteurs ont cherché à dissocier quelle part revient à la nature et à la répartition des boules colorées et à l'acuité visuelle. Ils ont comparé le Pigeon et la Tourterelle. Le premier possède une surabondance de boules rouges localisées dans le « champ rouge » très net et très important, la seconde présente un champ rouge à peine marqué, donc, une répartition à peu près uniforme des trois sortes de boules colorées. De plus, le pouvoir séparateur de la rétine du Pigeon et de celle de la Tourterelle sont très comparables, aussi bien dans les régions fovéales que dans les régions extra-fovéales.

Or, quand on opère en pleine lumière solaire, ou sous un éclairage suffisamment intense, 1.000 lux environ, il est impossible d'immobiliser le Pigeon, alors qu'on immobilise la Tourterelle immédiatement. Pour immobiliser le Pigeon, il faut réduire l'éclairage jusqu'à 50 lux environ.

Des essais ont été faits en lumière colorée, avec des écrans comparables à ceux que nous avons employés dans nos précédentes expériences. Pour une intensité d'éclairage de 350 lux, le Pigeon s'immobilise facilement et longtemps en lumière bleue et verte. Il s'immobilise encore, mais avec peine en le maintenant dans le décubitus dorsal, et il reprend très rapidement son activité, sous l'action de la lumière jaune, et, plus encore, de la lumière rouge. La Tourterelle, immobilisable en lumière blanche, s'immobilise mieux encore derrière un écran coloré ; à cet égard, le jaune et le rouge paraissent moins actifs que chez le Pigeon.

Ainsi, l'excitation lumineuse agit de manière différente suivant l'animal. Chez le Pigeon, la lumière blanche et les radiations de grande longueur d'onde (le jaune et le rouge) jouent le rôle d'excitant. Chez la Tourterelle, cette excitation, si elle existe, ne produit pas d'effet aussi net que chez le Pigeon.

L'étude de l'immobilisation réflexe du Faucon s'imposait pour compléter ces expériences.

Le Pigeon et la Tourterelle ne possèdent en effet qu'une fovéa ; le Faucon en possède deux. Ce dernier est donc pourvu d'un pouvoir séparateur très supérieur au pouvoir séparateur des précédents Oiseaux. Les modalités de son comportement au cours de l'immobilisation réflexe permettent donc, par comparaison avec des espèces à fovéa unique, d'apprécier plus exactement quelle part revient à l'acuité visuelle.

Dans tous les cas, j'ai cherché à réaliser l'immobilisation réflexe par le procédé employé couramment : décubitus dorsal, légère pression au niveau du sternum. J'ai employé des lumières blanches et colorées de même intensité que celles utilisées par RABAUD et VERRIER. Les écrans colorés présentaient des caractéristiques d'absorption très comparables.

Or, le Faucon s'est comporté exactement comme la Tourterelle : immobilisation facile en lumière blanche ou colorée, même intense. Le jaune et le rouge n'ont pas l'effet excitant que l'on constate aisément chez le Pigeon.

Il apparaît donc ainsi que dans le déterminisme de ces phénomènes intervient, au premier chef, la sensibilité propre des cellules visuelles, conditionnée au moins en partie par leurs inclusions lipoïdiques, qui sont ici les boules colorées. Le pouvoir séparateur, important facteur de l'acuité visuelle, semble sans action.

5. Champs visuels.

La mesure de l'étendue des champs de vision monoculaires et binoculaires des Vertébrés, et spécialement des Oiseaux, a fait l'objet d'un certain nombre de recherches, parmi lesquelles il convient de citer principalement celles de MÜLLER, TSCHERMAK, SCHEURING, ROCHON-DUVIGNEAUD, THIEULIN, VERRIER.

Chez les Oiseaux, ces mesures sont relativement faciles et présentent un grand intérêt.

Elles sont faciles, parce qu'elles peuvent être faites par le procédé de l'image transscelérale. Elles sont intéressantes, en raison de la présence des fovæ. Il importe en effet de savoir quelle part ces fovæ peuvent prendre à la vision binoculaire.

Technique.

Le procédé de l'image transsclérale a été imaginé par TSCHERMAK. Il consiste à placer au centre d'un cercle gradué la tête, séparée du tronc, de l'animal que l'on étudie. Les pôles postérieurs des yeux

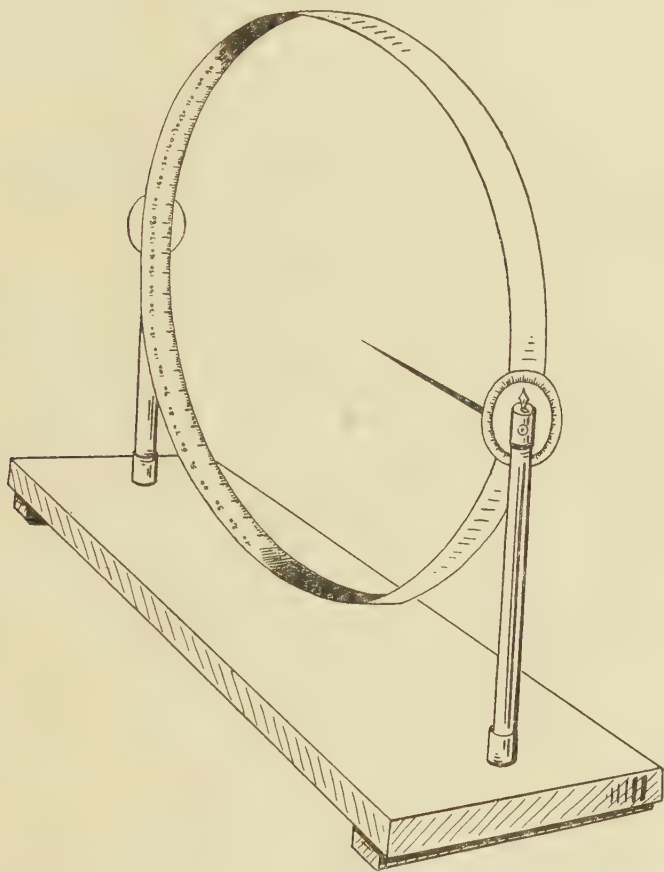


Fig. 10. — Périmètre gradué pour la mesure des champs visuels mono et binoculaires par la méthode de l'image transsclérale.

ayant été mis à nu, il est relativement facile d'apercevoir à travers la sclérotique l'image d'une source lumineuse qui, placée en avant du museau de l'animal, vient se former sur sa rétine. Par déplacement de la source lumineuse autour du cercle gradué, on peut

suivre les déplacements de l'image de cette source sur la rétine. Il y a vision binoculaire anatomique lorsque l'image est vue simultanément dans les deux yeux ; l'étendue de ce champ de vision est facile à mesurer à l'aide du cercle périmétrique. En se servant d'un cercle périmétrique mobile autour d'un axe et en appréciant l'inclinaison du cercle à l'aide d'une graduation perpendiculaire à l'axe du cercle on peut mesurer l'étendue du champ visuel dans différents plans.

La figure 10 schématise l'appareil ainsi construit que j'ai employé.

La méthode de l'image transscélérale ne permet évidemment que la mesure des champs visuels anatomiques. C'est-à-dire qu'elle permet de situer les régions de la rétine qui reçoivent une image, pour une position déterminée de cette image dans l'espace. Connaissant la structure de cette portion de rétine, nous en concluons qu'elle est sensible à l'image reçue et qu'au champ de vision anatomique se superpose un champ de vision physiologique. Rien ne nous empêche d'identifier ces deux champs, bien que nous ne puissions démontrer cette identité avec plus de rigueur. Les réactions des animaux, y compris les mouvements des yeux dans l'orbite, lorsque la fixation binoculaire paraît réalisée, sont très nettement insuffisants. C'est pourquoi la méthode de l'image transscélérale ne peut permettre la mesure des champs de vision colorés. Le mode d'activité des animaux nous autorise à penser qu'ils sont sensibles à la lumière solaire ou à tout autre lumière donnant le même spectre. C'est pour cela que nous devons penser que toute source de lumière blanche suffisamment intense sera perçue. Mais nous ne pouvons en dire autant d'une source de lumière colorée qui donnerait cependant une image transscélérale nette.

Champ visuel monoculaire.

Pour faire la mesure du champ visuel monoculaire, il faut extraire l'œil de l'orbite. Cet œil ainsi énucléé est placé suivant une orientation convenable au centre du périmètre précédemment décrit.

Les deux schémas ci-joint (fig. 11 et 12) donnent la moyenne de quatre relevés.

D'après ces schémas on constate que le champ monoculaire a

sensiblement la forme d'un ovale à grand axe horizontal. C'est ce que THIEULIN a mis en évidence chez le Chien ; quant au Chat, son champ visuel monoculaire serait à peu près circulaire. ROCHON-DUVIGNEAUD, BOURDELLE et DUBAR ont également décrit un champ

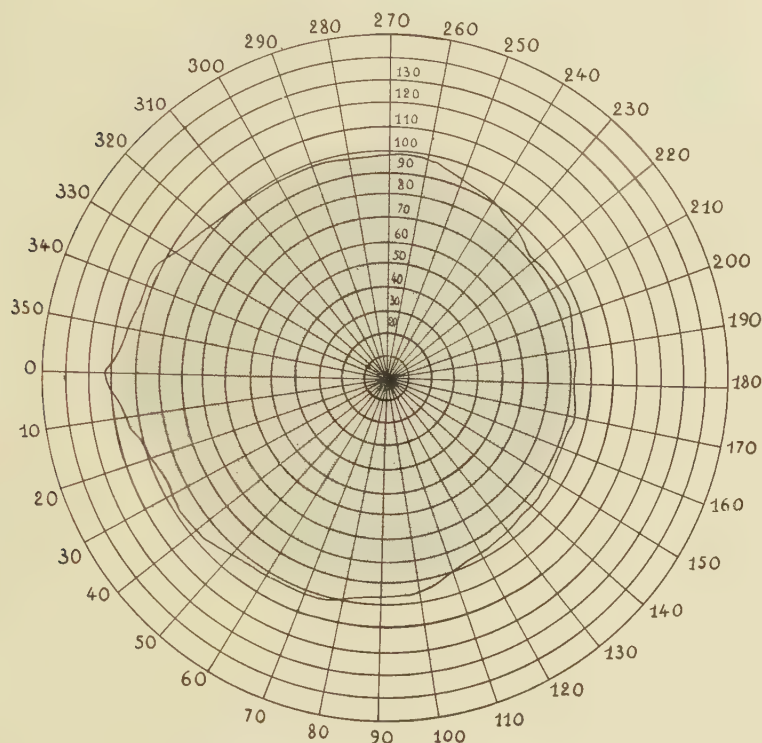


Fig. 11. — Champ visuel monoculaire de *Falco subbuteo*. Œil droit.

visuel monoculaire ovalaire chez le Cheval. M.-L. VERRIER a fait de semblables constatations chez la Rascasse, Poisson téléostéen, chez la Tourterelle, parmi les Oiseaux diurnes, et chez divers Mammifères. Il semble que la forme circulaire ou ovalaire du contour du champ visuel monoculaire soit en rapport avec la position frontale ou latérale des yeux.

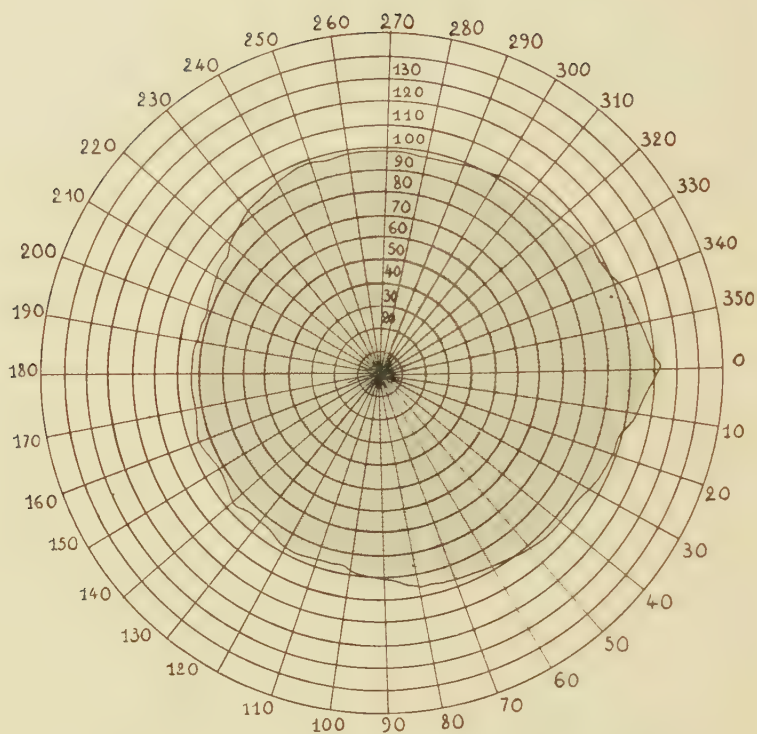


Fig. 12. — Champ visuel monoculaire de *Falco subbuteo*. Œil gauche.

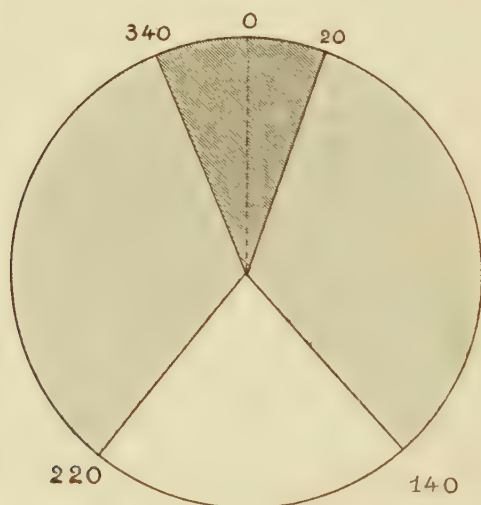


Fig. 13. — Champs visuels de *Falco subbuteo*, dans le plan horizontal.
En gris foncé, champ visuel binoculaire. En gris clair, champ visuel
monoculaire.

Champ visuel binoculaire.

Comme je l'ai indiqué précédemment, le périmètre qui a servi à mes mesures permet le relevé de l'étendue du champ visuel binoculaire dans tous les plans.

C'est ainsi que j'ai constaté la très grande analogie du champ visuel binoculaire anatomique de *Falco subbuteo* et de celui de la plupart des Oiseaux diurnes pourvus d'une ou de deux foveæ, ou dépourvus de fovéa. La figure 13 permet d'apprécier l'étendue relative des deux champs visuels mono et binoculaire dans le plan horizontal. J'ai choisi le plan horizontal pour faire cette mesure, parce que c'est dans ce plan que les auteurs, qui se sont occupés de la mesure des champs visuels des Vertébrés, ont opéré; il est ainsi aisé de faire des comparaisons. Elles conduisent aux conclusions précédemment énoncées.

Structure rétinienne et champs visuels.

Les considérations qui précèdent conduisent à poser la question des rapports entre la vision fovéale et la vision binoculaire. La vision monoculaire paraît s'exercer sur toute la rétine jusqu'à l'*ora serrata*. Mais la fovéa intervient-elle dans la vision binoculaire? Il importe, en effet, dans l'étude des foveæ de connaître exactement leurs positions, afin de pouvoir apprécier dans quelle mesure elles participent à la vision binoculaire et monoculaire. Seul l'examen de l'œil en place dans l'orbite permet d'arriver au maximum de précision. La petitesse de l'œil et surtout de la pupille ne permet pas ici l'examen ophtalmoscopique; mais il est aisé d'examiner le fond de l'œil directement, après section du segment antérieur et section du limbe scléro-cornéen. Une fixation préalable par injection de Bouin, par exemple, dans le vitré et immersion de la tête séparée du tronc dans le fixateur, durcit les parois oculaires. Ce durcissement rend la dissection plus facile et met à l'abri d'une déformation du globe oculaire. Enfin, le vitré peut être plus aisément séparé d'une rétine fixée que d'une rétine fraîche, et l'extraction du vitré permet un examen plus complet de la surface rétinienne; en outre, sur une rétine fixée la fovéa apparaît avec plus de netteté que sur une rétine fraîche.

Ayant ainsi préparé les yeux du Faucon, les foveæ se présen-

tent comme une dépression punctiforme entourée d'un bourrelet à peine saillant.

Un fait très important est d'abord à retenir : les foveæ ne participent pas à la vision binoculaire. Il est aisé de repérer le point le plus proche de la foveæ qui concourt à cette vision ; sur un œil de diamètre vertical de 12 millimètres, il se trouve à 4 millimètres de la foveæ. Seules, les régions périphériques de la rétine jouent dans la vision des deux yeux. J'ai comparé ces diverses régions au point de vue de l'acuité ; elles sont toutes assez comparables entre elles et toujours très inférieures à ce que l'on peut constater dans les régions du fond de l'œil où se trouvent la foveæ et la zone péri-fovéale. Le pouvoir séparateur que l'on peut apprécier par le rapport $\frac{\text{éléments récepteurs}}{\text{éléments conducteurs}}$ soit $\frac{\text{cellules visuelles}}{\text{cellules ganglionnaires}}$ diminue considérablement lorsque, partant du centre, on se rapproche de l'*ora serrata*. La figure 9 et la planche VII sont à cet égard très démonstratives.

Il semble donc que la vision monoculaire intervienne seule quand les Oiseaux regardent fixement un objet. Or, le comportement de ces animaux indique un pouvoir de discrimination des formes et un sens du relief incontestable. Si, pour reconnaître les objets, ils faisaient usage de la vision binoculaire, leur acuité s'en trouverait considérablement diminuée. La comparaison du pouvoir séparateur des portions de rétines qui participent à cette vision et de rétines semblables de divers autres Vertébrés permet de penser que le comportement en éprouverait une modification appréciable ; il y aurait vraisemblablement moins de précision et de sûreté dans les mouvements, dans les déplacements en particulier. Ces constatations conduisent alors à penser que la sensation du relief serait indépendante de la fusion des images lors de la vision binoculaire. Il ne s'agit là que d'une hypothèse, qui demande évidemment des vérifications expérimentales. Celles-ci auraient aussi l'intérêt de remettre en question le rôle physiologique du chiasma, sur lequel nous n'avons aucune donnée précise.

Champs visuels et axes oculaires.

Connaissant l'étendue des champs visuels monoculaires et binoculaires dans un même plan, le plan horizontal par exemple, il est possible de calculer l'angle des axes oculaires.

Il suffit de construire les angles formés par les limites antérieures et postérieures du champ visuel et d'indiquer, sur les côtés

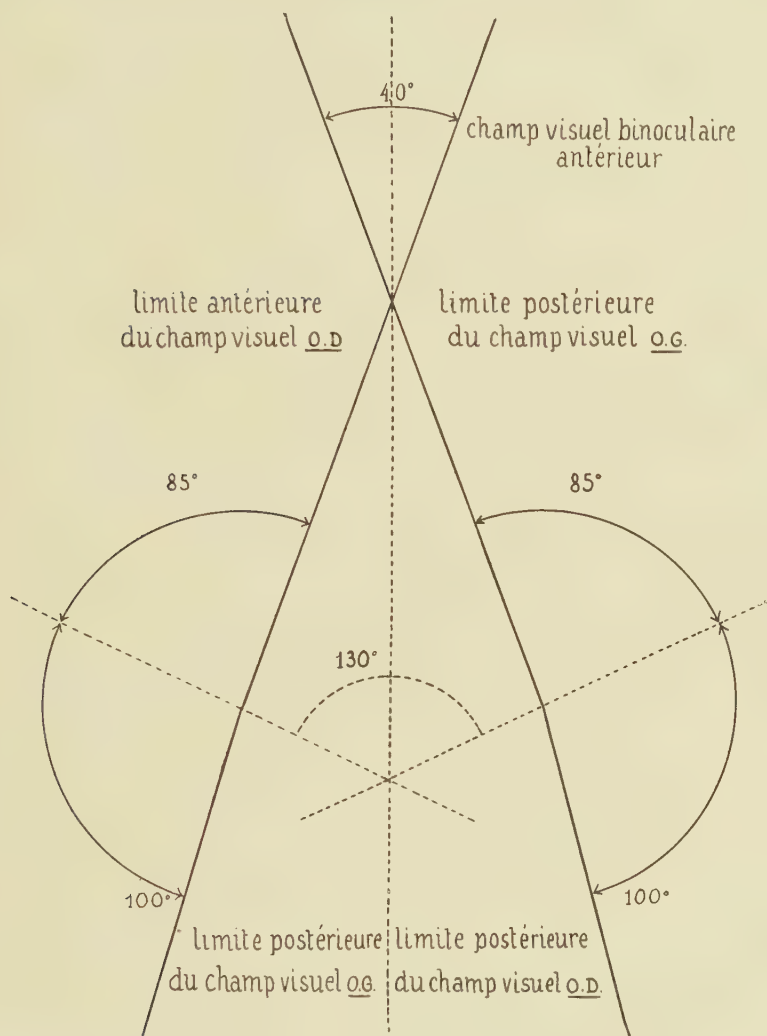


Fig 14. — Axes visuels de *Falco subbuteo*.

de ces angles, l'étendue de chaque champ visuel. La figure 14 schématise cette construction et indique la valeur de l'angle des axes oculaires : 130° .

Si l'on compare les chiffres obtenus à ceux que donnent KOSCHEL pour l'ensemble des Vertébrés, THIEULIN pour le Chien et le Chat et M.-L. VERRIER pour la Tourterelle, on constate que les angles des axes oculaires sont d'autant plus grands que les yeux sont plus latéraux, et que l'étendue du champ de vision binoculaire est en raison inverse de l'ouverture de cet angle.

TROISIÈME PARTIE

OBSERVATIONS ET EXPÉRIENCES RELEVANT DE L'OPHTALMOLOGIE HUMAINE

La vision des monophthalmes, en ce qui concerne la vision chez les amétropes, amblyopes avec ou sans strabisme d'une part, et chez les mutilés, traumatisés, atrophiés, cataractés, énucléés d'autre part, représente en somme la vision des borgnes, en admettant bien entendu que l'œil qui demeure actif soit normal.

Comment résoudre un problème aussi complexe ?

Bien des théories existent pour déterminer les facteurs qui président à l'établissement des possibilités professionnelles chez les monoculaires ; différents auteurs ont émis nombre d'hypothèses et proposé diverses solutions pour interpréter le sens lumineux, le champ périphérique, la fatigue visuelle, la perception du relief et l'appréciation des distances, la perte du contrôle de la double visée, l'incertitude des mouvements de précision, la crainte d'un nouvel accident dans certains métiers dangereux, la prédisposition aux accidents, la disgrâce physique, le refus d'embauchage par les employeurs.

R. BONNARDEL, dans « Vision et Professions », a rappelé à juste titre l'importance de l'examen visuel dans l'orientation professionnelle. Il a montré combien le rôle de la vision est capital dans ses rapports avec l'aptitude à exercer un métier. Les fonctions de l'œil sont, en effet, diverses : de la perception des formes, du relief, de l'appréciation de la distance, de la périphérie, à la vision chromatique et crépusculaire, le mécanisme qui intervient est subtil, et les activités professionnelles sont très nombreuses. BONNARDEL a pu dire que les caractéristiques visuelles de l'homme interviennent pour une large part dans la détermination de sa capacité professionnelle.

Partant de cette vérité, on évitera donc, en instituant les dépistages précoces, périodiques et systématiques, des déboires et des

accidents à ceux qui présentent des défauts visuels, tels que anomalies congénitales ou acquises, vices de réfraction ou affections pathologiques. Dans les services de Marcel KALT au P. L. M., de M. ONFRAY aux chemins de fer de l'Etat et de M. BOURDIER à la gare de l'Est, nous avons pu constater que, depuis quelques années, les épreuves de dépistage et de sécurité ont donné des résultats certains.

Mais il ne suffit pas, en orientation, d'éloigner les déficients, il est nécessaire, également, de concilier l'utilisation des possibilités professionnelles qui restent, par une éducation approfondie ou une rééducation des qualités visuelles dans chaque cas particulier en vue d'une adaptation nouvelle.

Ici encore, écrit TERRIEN, de nombreux facteurs interviennent, tels que l'âge et le degré de développement intellectuel du sujet et ses aptitudes professionnelles qui viennent modifier la capacité professionnelle. Cet auteur, qui a consacré à la question d'importants articles, divise les métiers en deux grandes classes :

1° ceux qui exigent *une acuité visuelle supérieure* nécessitant une bonne acuité binoculaire, dans lesquels la recherche du détail et la notion du relief sont indispensables : mécaniciens, horlogers, bijoutiers ;

2° ceux qui n'ont besoin que d'une *acuité ordinaire*, à condition que le champ visuel soit sensiblement normal, toute réduction devant être ici beaucoup plus ressentie que dans la plupart des professions à acuité supérieure : charretiers, cochers, couvreurs, terrassiers, maçons, etc...

Depuis ces dernières années, en effet, d'importants ouvrages, tant en France qu'à l'étranger, ont été consacrés à la classification des métiers selon l'acuité visuelle qu'ils réclament par des techniciens, des médecins et des assureurs. L'industrie, les chemins de fer, les grandes administrations, l'Etat même ont réglementé l'accès des différentes situations, en établissant les qualités visuelles minima requises pour chacune d'elles. Les règlements de l'Armée, de la Marine, de l'Aviation énoncent des règles précises. La société d'Ophtalmologie de Paris sur rapport de MORAX, DUPUY-DUTEMPS, ONFRAY et PETIT avait conclu à une acuité visuelle de 0,3 pour un œil et 0,05 pour l'autre, les borgnes étant exclus pour la conduite des véhicules automobiles. Le Congrès International d'Ophtalmologie d'Amsterdam en 1929 réclamait 0,7 comme acuité totale, le port

des verres étant admis, et les borgnes pouvaient conduire, à condition que leur cécité unilatérale datât de plus d'un an, et que l'acuité de l'autre œil restât égale à 0,8. Les règlements d'Administration publique, qui prévoient le recrutement et les conditions physiques d'aptitude aux fonctions administratives, énoncent, outre certaines conditions physiques et intellectuelles indispensables, des examens oculaires destinés aux postulants. Ainsi, la liste indicative des incapacités physiques, pour lesquelles ne peut être délivré de certificat médical d'aptitude à conduire les voitures automobiles affectées au transport en commun des personnes et les voitures automobiles dont le poids total en charge dépasse 3.000 kilogrammes, comprend pour la vision des instructions éliminatoires. Les abaissements de l'acuité visuelle (avec ou sans correction par verre) au-dessous de $8/10$ pour chacun des yeux, ou au-dessous de $7/10$ pour l'un des yeux si l'autre garde $9/10$, ou au-dessous de $6/10$ pour l'un des yeux si l'autre a une acuité visuelle de $10/10$. Sont donc éliminatoires le ptérygion empiétant sur l'aire pupillaire, les opacités cornéennes, les staphylomes de la cornée ou de la sclérotique, les kératites chroniques, les déplacements du cristallin, les divers types d'opacité du cristallin ou de la capsule, les colobômes choroïdiens, l'absence de pigments (albinisme), les affections de la choroïde ou de la rétine, les diverses atrophies des nerfs optiques, les glaucomes, le nystagmus lorsqu'ils réduisent l'acuité visuelle au-dessous des limites fixées.

De même, les cicatrices palpébrales ou conjonctivales, les symblépharons étendus, les ostéites chroniques et les néoformations orbitaires lorsqu'elles entravent le déplacement du globe oculaire ou gênent sa mobilité dans les champs visuels; l'abolition du réflexe pupillaire à la lumière même unilatérale et quel que soit l'état du réflexe à l'accommodation; la paralysie d'un ou plusieurs muscles de l'œil ou des paupières, les paralysies de fonction, enfin toute atteinte reconnue du champ visuel. Sont compatibles cependant : les strabismes concomitants, le daltonisme, les inégalités pupillaires avec ou sans irrégularité de contours à condition que le réflexe à la lumière soit normal.

Dans l'armée, la perte d'un globe oculaire (énucléation, mutilation, atrophie) sont incompatibles avec le service militaire. En revanche, l'aphakie unilatérale est compatible lorsque les corrections optiques de l'œil aphaque permettent une vision égale ou

supérieure à $1/20$. La rétinite pigmentaire avec rétrécissement du champ visuel, le décollement de la rétine et les diverses atrophies du nerf optique, entraînent l'exemption ; les hémianopsies, les scotomes symétriques étendues également. Dans l'amblyopie unilatérale caractérisée par la diminution ou la perte de la vision d'un œil sans altérations organiques appréciables à l'examen objectif, par défaut d'usage d'un œil amétrope, lorsque l'acuité visuelle de l'autre œil est égale à $1/2$ sans correction et si les réflexes pupillaires sont normaux, alors même qu'il y aurait une légère déviation strabique, le sujet est apte au service armé.

LEVINSON signale les contre-indications professionnelles que comporte la myopie progressive et la perte d'un œil. LAUGIER et BONNARDEL, avec leurs feuilles d'orientation et de sélection professionnelle, ont étudié les aptitudes requises dans près de 500 métiers ; ils ont consacré deux feuilles à l'acuité visuelle (outre celles réservées aux métiers pour borgnes, pour aveugles, et à ceux interdisant le port de verres correcteurs).

Toutes les études entreprises montrent les difficultés et la complexité d'une question aussi importante ; mais les limites fixées dans de si nombreuses classifications ne sont pas toujours satisfaisantes, elles varient aussi très souvent avec leurs auteurs.

Quoiqu'il en soit, nous sommes convaincus de l'intérêt que comporte un aussi vaste sujet et, partant des considérations exposées ci-dessus, nous essaierons, à l'aide de travaux précédemment indiqués et d'observations personnelles, d'apporter les éléments nouveaux qui nous permettront d'étayer nos conclusions.

S'il est vrai que l'industrie, les grandes administrations ont cherché à réglementer l'accès de certaines situations par des examens sévères de la vision, c'est donc que certains troubles constatés sont incompatibles avec un bon exercice du métier envisagé. Nous avons vu ci-dessus que, systématiquement, les monophthalmes apparaissaient comme indésirables. Pourquoi et par quels phénomènes peut-on expliquer cette observation ? C'est qu'un monoculaire, un amétrope, un amblyope, un borgne congénital ou acquis présentent des anomalies par défaut du sens visuel et qu'il nous est loisible de les constater. Comment se comporte donc l'œil qui demeure asymétrique et solitaire dans son orbite, en admettant que celui-ci soit actif et sain sans vice de réaction ? Quel dérangement sa position unique apporte-t-elle dans la vie normale

de l'individu, au milieu d'une société trépidante et brutale dans sa lutte pour la vie? Quel sera le comportement de l'œil normal qui demeure seul capable de percevoir des mouvements et des formes, de la lumière, du relief, de la distance?

Nous envisagerons les amblyopes d'un seul œil, strabiques ou non, et les borgnes proprement dits. Nous verrons quels mécanismes interviennent et nous tâcherons de définir les aptitudes professionnelles inhérentes à l'état monoculaire.

Depuis quelques années, on a compris que l'on devait éduquer depuis la plus tendre enfance les sujets amblyopes et strabiques. En France, il existe des classes spéciales, dans les écoles créées à l'instigation de LAPERSONNE et de CANTONNET, où les enfants peuvent profiter d'un enseignement, sans être considérés comme des retardataires. L'étranger aussi s'est occupé de la question : en Allemagne, en Suisse, au Canada, en Angleterre, en U. S. A. Outre l'orientation scolaire, l'orientation s'exerce vers un métier approprié : professions libérales, bureaux, commerce, certains travaux industriels, services divers.

Les syndromes réalisés par des altérations organiques ou fonctionnelles du chiasma, des bandelettes optiques, des radiations optiques et des centres corticaux de la vision, ne se traduisent par aucun symptôme objectif, par aucune modification ophtalmoscopique spéciale. C'est avant tout l'étude de l'acuité visuelle et du champ visuel, l'examen du sens chromatique, qui fournit, d'après MORAX, les principaux éléments de différenciation. Ces syndromes peuvent être divisés en troubles congénitaux, lésions traumatiques et affections acquises. C'est par une analyse attentive des différentes fonctions de l'appareil visuel que l'on réussit à les mettre en évidence. L'amblyopie est d'autant plus grave qu'elle ne subit aucune modification, même après correction; elle est souvent unilatérale et peut exister parfois en l'absence de strabisme. L'affection, au point de vue pathogénie, se placerait entre le chiasma et le globe, elle paraît être définitive, d'où l'utilité, dans ce cas, d'une orientation professionnelle précoce.

La perte totale de la vision d'un œil entraîne une incapacité du travail qui soulève des problèmes médico-légaux délicats, des interprétations différentes et souvent opposées qui varient souvent avec les sujets eux-mêmes. Quoiqu'il en soit, il est admis que la perte

d'un œil correspondrait approximativement à la perte de 1/3 de la vision.

Pour apprécier les modifications visuelles résultant de la suppression d'un œil (l'autre œil ayant une acuité normale), MORAX considère que la diminution d'acuité subie est légère. L'acuité résultant du fonctionnement binoculaire est un peu supérieure à l'acuité monoculaire ; la luminosité des images est un peu réduite aussi chez les monophthalmes. Le champ visuel est limité ; tandis que, dans la vision binoculaire, il correspond à 180°, après la perte complète de la vision d'un œil, il est réduit à 145°-150°. Il est vrai qu'au bout de quelque temps, par habitude, les mouvements de rotation de la tête suppléent en partie à cette carence de limitation. La gêne réelle qu'entraîne la perte d'une zone du champ périphérique demeure entière. Les métiers qui exigent une fonction d'avertissement de la vision périphérique : conducteurs de véhicules, travaux d'échafaudages, courroies et appareils de transmissions, etc... sont donc à déconseiller. Le défaut de symétrie, de « balance binoculaire » dans la monophthalmie entraîne des erreurs dans la perception de la profondeur, du relief et dans l'appréciation de la distance et de la vitesse.

Nous avons eu l'occasion d'observer et d'interroger un nombre considérable de monoculaires, soit aux Quinze-Vingts, soit dans les Hôpitaux civils, soit dans les Formations des Armées, et nous avons pu nous rendre compte de la maladresse créée par la suppression de la vision binoculaire dans l'exécution d'actes journaliers. Certaines professions et spécialités exigeant précision et adresse doivent même être abandonnées. Des ouvriers frappés de cette infirmité subissent un dommage important du fait des difficultés d'emploi qu'ils rencontrent, l'embauche devient difficile. Le rendement et, partant, le salaire est inférieur à la normale ; il paraît aussi fonction de l'état moral résultant de la crainte de la perte possible du second œil au cours du travail. De même au point de vue esthétique, la défiguration représente un handicap indiscutable, enfin VALOIS et ROUVIÈRE ont apporté des statistiques de pourcentages d'accidents plus élevés dans les ateliers où travaillent les borgnes.

Au cours des nombreuses observations que nous avons faites, nous avons pu constater que l'individu récemment éborgné accuse

momentanément une période de flottement plus ou moins longue. Après un laps de temps, variable suivant les sujets, la perte de la vision d'un œil ne diminue pas de façon appréciable la netteté des images visuelles; en revanche, le sens lumineux, ainsi que l'ont démontré TERRIEN, COUTELA et MASSON, paraît être déficient; d'autre part, l'attention soutenue accroît la fatigabilité. Se basant sur ces constatations, avant de conseiller un métier à un borgne, il est indispensable de l'orienter vers une profession bien définie et conditionnée par l'œil restant, l'âge, le caractère et la personnalité du sujet.

En vision binoculaire, chez l'homme normal, les pupilles occupent, par rapport à la fente palpébrale et au plan vertical médian passant par la base du nez, une situation symétrique dans la position de repos ou dans le regard en face. Lorsque l'équilibre est modifié, l'altération se traduit par une asymétrie de situation des pupilles, à laquelle on donne le nom de déviation strabique, fréquente dans l'amblyopie, et différents troubles des sens visuels apparaissent, ainsi que nous l'avons exprimé plus haut. Plusieurs méthodes d'examen permettent de les analyser. Un procédé consiste à déterminer *le champ de fixation monoculaire* à l'aide du périmètre; il comprend l'étendue des points que l'œil peut fixer, la tête restant immobile. Il s'agit de la fixation centrale de la vision monoculaire. La détermination du point limite de l'excursion du globe peut être obtenue par un procédé subjectif et par un procédé objectif. On trouve que, dans les conditions normales, la limite s'étend de 40° ou 45° du centre du point de fixation, sauf en bas et en dehors où il atteint 45° à 50°. La position primaire est la position occupée par l'œil lorsque la tête est verticale et le regard horizontal. Le point fixé constitue le centre du champ de fixation monoculaire.

Chaque œil nous donne, d'un même objet fixé, une image un peu différente en raison de l'écartement moyen de 6 centimètres qui sépare les deux pupilles dans les conditions normales de vision, ces deux images se confondant en une seule image, l'image de *fusion binoculaire*, d'où résulterait l'impression de relief.

Or, entre la vision monoculaire, par perte d'un œil, jusqu'à la vision du relief, il y a toute une série de degrés de vision binoculaire et monoculaire décrits par MORAX à l'aide des instruments de HOLMES, de PARINAUD, de REMY et de POLACK. Les mouvements des globes oculaires sont tous, en effet, des mouvements associés

binoculairement et ramenés à deux types : les *mouvements parallèles horizontaux*, les *mouvements non parallèles*, qui modifient les rapports des axes visuels entre eux de manière à produire leur rencontre sur des objets fixés à des distances différentes et qui donnent la convergence et la divergence.

La vision binoculaire permettrait donc, en général, de juger et d'apprécier sainement les distances et les reliefs. R. BONNARDEL rapporte les différents facteurs monoculaires qui permettent au borgne d'obtenir, par différents mécanismes et procédés, dans une certaine mesure il est vrai, une appréciation suffisante des distances et du relief.

Chez un borgne, en effet, les sensations obtenues sont beaucoup moins intenses qu'en vision binoculaire. La perception monoculaire de la profondeur comprend des facteurs d'ordre empirique tels que : la grandeur relative des images par perspective linéaire, la répartition de la lumière et des ombres, le masquage relatif des objets entre eux, l'altération des contrastes par éloignement, les perspectives aériennes, la luminosité plus ou moins grande des objets, l'aberration chromatique (les objets rouges vus à même distance paraissent plus rapprochés que les bleus) et les phénomènes d'inversion, ou de double perspective.

L'accommodation intervient également dans la vision de près par tension du cristallin, par tension du muscle ciliaire ; mais elle ne peut, chez un monoculaire, nous montrer des différences de netteté entre les images au delà de 4 mètres, et elle n'intervient que d'une manière très limitée dans l'appréciation de la profondeur. Pourtant, notons que POLACK, dans ses travaux sur le chromatisme de l'œil, a montré que l'accommodation contribue à nous donner une notion des distances relative des objets en vision monoculaire, par les cercles de dispersion fournis sur la rétine et dans lesquels la succession des couleurs pour un point objet et pour un état d'accommodation donné dépend de la distance. Chaque distance se traduit sur la rétine par un *cercle de dispersion* d'un caractère déterminé. Pour le point objet le plus éloigné, par exemple, le centre rougeâtre du cercle est entouré d'un halo vert bleuté ; pour les points objets de plus en plus rapprochés, le centre du cercle prend successivement la coloration orangée, jaunâtre, verdâtre, bleutée, violacée ; ils sont entourés respectivement d'un halo bleu cyané, bleu violet, pourpre, rouge orange, jaune et jaune verdâtre. Il y a donc,

d'après POLACK, pour chaque distance un signe rétinien, un symbole physiologique et l'œil pourrait ainsi juger de l'éloignement relatif des objets. Quoiqu'il en soit, l'importance de l'accommodation est très faible, parce que le plus souvent les distances sont si petites que la différence d'accommodation est insignifiante. La *parallaxe monoculaire* joue un rôle important. L'on sait que l'éloignement de la tête dans le plan frontal entraîne des variations dans la position respective des images rétiniennes des objets situés dans l'espace; de ces variations on peut déduire la distance relative des objets. Si l'on fixe un point en imprimant à la tête des mouvements latéraux, les objets situés en arrière du point de fixation se déplacent dans le même sens que la tête, et ceux qui sont en avant en sens inverse. En déplaçant la tête, on peut sans difficulté indiquer quel est le point le plus rapproché de deux points observés, alors qu'on ne peut le faire lorsque la tête est fixée. Dans la vision monoculaire, on peut susciter, par la rotation de figures planes, de très fortes impressions de relief. Ainsi en modifiant la position de l'œil dans l'espace, un borgne peut juger la distance relative des objets.

Mais nous concluons avec BONNARDEL, L. OPIN et BEYNE que, quel que soit l'intérêt de ces différents facteurs monoculaires de la perception des reliefs et de la localisation en profondeur, ils sont loin de donner des appréciations aussi précises et aussi fines que ceux qui interviennent dans la mise en jeu de la vision binoculaire, puisque les qualités indiscutables d'une vision binoculaire normale consistent en une bonne fusion des images et dans le phénomène de la convergence.

Les rapports des axes visuels entre eux, variant avec les mouvements associés des globes oculaires, amènent leur rencontre sur des objets fixés à des distances déterminées. Ils conditionnent la précision idéale et la netteté des images. Dans la vision à longue distance, un borgne adapté voit sans doute aussi bien qu'un binoculaire, car les écarts de convergence sont minimes. Dans la vision rapprochée, il supplée souvent inconsciemment à sa déficience par une rééducation sensorielle; toutefois, dans la perception des objets placés à une distance moyenne de quelques mètres, il manifeste une infériorité marquée. Parfois même l'individu atteint de cette infirmité n'arrive pas toujours à une parfaite rééducation, spécialement quand il est devenu borgne après l'adolescence. A ce sujet

les exemples de COUTELA cités par MASSON sont connus ; nous avons pu ajouter de nouvelles observations convaincantes, surtout chez des ouvriers spécialisés : mécaniciens, électriciens, ajusteurs, qui ont été obligés d'abandonner leur profession pour se livrer à des métiers qui exigent moins de précision, tels que : commerce, bureaux, petits emplois.

Expériences et observations :

COUTELA et MASSON ont rapporté des observations nombreuses dont nous extrayons les suivantes et qui montrent que les borgnes ne peuvent pas toujours se réadapter complètement, quelquefois même longtemps après la perte d'un œil, malgré les différents facteurs qui interviennent progressivement pour suppléer à la déficience de leur vision.

A. (COUTELA). « Depuis 11 ans je ne peux malheureusement pas observer la moindre diminution du dommage subi... ; comme au premier jour, je ne peux toujours pas mesurer les distances, je ne sais quand ma plume touche le papier, je tends parfois la main très loin de l'objet que je veux saisir ».

B. (COUTELA). Perte d'un œil en 1921. Ce sujet écrit en 1932 : « La descente des escaliers et des trottoirs est aussi une source de crainte, des trottoirs surtout, qui ne m'offrent pas l'aide d'une rampe comme les escaliers. Il m'arrive fréquemment de trébucher quand une marche est plus haute que d'habitude. Récemment je suis tombé à la descente d'un train, par suite de mon incapacité à évaluer les hauteurs. Autre inconvénient grave pour l'exercice de ma profession de fabricant de vêtements : je me rends très mal compte de la nature des tissus, et je ne puis dire sur-le-champ si le tissu est à côtes ou uni ; et si je ne puis juger de leur nature, à plus forte raison de leur qualité ».

C. (COUTELA, 1932). Perte de l'œil en 1925. « ... Je risque constamment de verser à côté de mon verre, de mal saisir un objet qui m'est tendu et de le laisser tomber ».

D. (COUTELA, 1929). Enucléation d'un œil en 1926. « ... Pour fermer mon stylo, je dois guider le capuchon avec mes doigts, sinon je mets ce capuchon à côté de l'étui. Lorsqu'une porte est entr'ouverte, je mets instinctivement la main devant moi pour ne pas me heurter à elle .. Pour verser à boire, je dois m'assurer que le verre est bien placé et je dois guider la bouteille : pour écrire, il m'arrive de ne pas poser la plume du premier coup sur le papier,

je pourrais citer de nombreux cas prouvant que la notion exacte des distances me fait défaut ».

E. (COUTELA, 1930). Enucléation de l'œil gauche en 1919. « Quand il s'agit de toucher délicatement une surface (cas de l'écriture, de la peinture, d'un travail de précision), j'observe l'ombre de la main, du pinceau ou de l'instrument en me plaçant dans un éclairage convenable, mais cela ne se fait pas sans une gêne et une perte de temps appréciables. Je peux également apprécier les distances en déplaçant la tête et le corps. Tous ces trucs me rendent de grands services ».

F. (MASSON, 1932). « Il m'arrive fréquemment de verser à boire à côté du verre, et je ne peux tremper ma plume dans l'encrier qu'après quatre ou cinq essais infructueux. La descente des escaliers m'est difficile et tout récemment je suis tombé dans un grand magasin des boulevards en descendant deux marches ».

G. (WEISMANN-NETTER, 1931). « J'ai essayé de continuer mon métier, mais à ma consternation et à ma peine, il m'est impossible de monter aux échelles et sur les échafaudages; j'ai perdu la notion des distances, je crois mettre le pied sur les barreaux des échelles ou des échafaudages et il est à côté. Aussi, malgré ma situation, je ne peux continuer mon métier de couvreur par suite des dangers journaliers qu'il me fait encourir ».

H. (MASSON). « Je fus obligé de quitter mon métier de limonadier-restaurateur, étant trop gêné dans mon travail par la perte de mon œil; chaque fois en effet, que je servais à boire à un client, je versais le liquide à côté de son verre ».

Nous ajouterons quelques observations et expériences se rapportant au comportement des monophthalmes, borgnes ou amblyopes, congénitaux ou acquis, choisies parmi les cas qu'il nous a été permis de rencontrer.

I. Mlle D..., 40 ans, atteinte de chorioretinite maculaire de l'œil gauche, est amblyope congénitale monoculaire. Elle n'a aucune vision centrale de ce côté, mais en revanche la vision périphérique est conservée. Pour la vision fovéale c'est une borgne. L'autre œil est sain.

Or, il s'agit d'un peintre dessinateur de métier, dont les œuvres manifestent un sens de la couleur et du relief. Tant par ses travaux de laboratoire (reproductions de coupes histologiques, d'objets divers) que par ses œuvres d'atelier (aquarelles, huiles) cette artiste

paraît posséder le sens du relief dont la persistance est curieuse. D'après ce cas, la vision du relief pourrait exister à côté de la vision binoculaire fovéale. Toutefois, nous remarquerons que Mlle D... est amblyope de naissance.

J. J. L... a été atteint en 1925 d'un traumatisme de l'œil gauche suivi d'énucléation. Il s'agit d'un électricien qui a essayé de continuer à exercer sa profession.

L'adresse et la précision n'ont pu être récupérées, malgré de louables efforts de persévérance dans la rééducation. D'autre part, cet ouvrier spécialisé, craignant pour l'œil qui lui reste, a préféré abandonner l'électricité et devenir marchand forain pour vendre sa camelote sur les places publiques les jours de foire.

K. K..., l'œil droit revêtu d'un pansement, après une opération au niveau des paupières de l'œil droit, a fait sur lui-même les observations suivantes :

Le premier jour, K... était gêné pour retrouver ses affaires, pour marcher dans la rue, pour descendre un trottoir, pour verser un liquide dans un verre, pour tremper sa plume exactement au milieu d'un encrier. Il procédait par tâtonnements. Le deuxième jour, même manque de précision dans les gestes ordinaires de la vie courante demandant quelques précisions pour l'appréciation des distances, du relief. Le troisième jour, il est habitué davantage à sa nouvelle condition visuelle, il apprécie mieux. Les 4^e, 5^e et 6^e jours la récupération s'effectue quasiment complète, le septième jour, ablation du pansement et rétablissement de la vision binoculaire. Celle-ci est tout d'abord un peu confuse pendant quelques heures, puis la récupération devient totale.

L. S..., 42 ans, après énucléation de l'œil gauche par suite d'éclat de grenade au cours d'une attaque, phlegmon orbitaire consécutif.

L'œil droit présente un astigmatisme conforme à la règle, hypermétropique léger, très bien corrigé avec un verre cylindrique convexe donnant une acuité visuelle : 1.

Pendant 2 ans, après la blessure, sans port de verres, S... déclare avoir été très gêné dans la rue, pour la préhension des objets ; bref, il a constaté un manque de précision particulièrement net.

Avec le port du verre destiné à corriger l'astigmatisme de son œil droit, il a remarqué une précision plus importante, mais non satisfaisante. Encore aujourd'hui, il signale qu'il est obligé de

concentrer son attention vers l'objet désiré : pour verser un liquide dans un récipient à petite ouverture, ou plonger un porte-plume dans l'encrier. C'est ainsi qu'il ne travaille qu'avec un stylo.

Pour bien des choses, il tombe à faux, devant ou derrière, jamais sur le côté. Son champ visuel est rétréci à gauche, sa vision périphérique diminuée.

Au fusil, le tir est normal, il suit bien la ligne de mire ; mais pour jouer au billard, il éprouve une difficulté dans l'appréciation des distances entre les billes. Il était un bon joueur et ne peut plus faire un coup « d'effet ». Gêné pour pêcher à la ligne, certains coups de plongée lui échappent, ne pouvant arriver à mettre exactement au point sur le bouchon. A bicyclette, baissé sur un guidon incurvé, à une vitesse de 30 kilomètres en moyenne, les réflexes ne sont jamais aussi vifs que devant un guidon ordinaire droit.

En ce dernier cas, sûreté plus certaine, confiance augmentée, et aucun accident. Au cinéma, au lieu de voir les images planes comme autrefois en vision binoculaire, la tête d'un acteur par exemple devient allongée comme une poire, mais les bords restent nets. Devant un film dit en relief, ne discerne pas la profondeur et ne s'est pas rendu compte que ce film différerait d'un film ordinaire.

Regardant une photographie représentant deux bâtiments placés l'un à côté de l'autre, de près aperçoit nettement deux plans ; à 3 mètres ne distingue pas celui qui se trouve au premier plan, les deux maisons se confondent sur une même ligne tout en conservant leur netteté d'aspect général. Essayant de peindre des aquarelles, ne peut traduire exactement les impressions de relief.

Pourtant l'éborgnement date de 22 ans, et l'astigmatisme léger de l'œil droit est bien corrigé par un verre. En dépit de l'emploi de différents « trucs » il n'est pas encore arrivé à se comporter visuellement de façon normale.

Les statistiques de WEEKERS et HUBIN (1930) réfutent également l'argumentation de COCRAL (1929). Celui-ci assurait en effet une réadaptation totale du borgne au bout d'un certain temps. Beaucoup s'adaptent progressivement à leur infirmité et parviennent à compenser leur infériorité par l'emploi de différents moyens destinés à remplacer la vision binoculaire, dans l'appréciation des formes et des distances. Mais tous n'obtiennent pas des résultats pareillement heureux. Les expériences de WEEKERS et HUBIN por-

tent sur des sujets borgnes depuis moins d'un an et après un an (l'œil sain ayant une acuité normale ; elles appuient les observations que nous avons rapportées, et correspondent aux déclarations de borgnes *non pensionnés*, qui ne peuvent être suspectées.

Les monoculaires congénitaux ou de l'enfance paraissent, il est vrai, mieux adaptés ; mais cette affirmation ne veut pas dire que, s'ils ne sont aucunement gênés dans les manifestations ordinaires de la vie, ils soient aptes aux délicates fonctions que nécessite un métier de précision ou à une profession qui exige une saine appréciation du relief et des distances. Le contrôle de la double vision est impossible quand l'occlusion de l'œil se produit, même momentanément. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle les industries et les grandes administrations que nous avons citées au début de ce chapitre les excluent de leur sein ou refusent leur admission.

La vision en profondeur n'acquiert, semble-t-il, tout son relief qu'en vision binoculaire, de même que la perception des formes suppose l'association d'images répétées sur les deux rétines.

L'empirisme intervient par la connaissance que nous avons des objets avec lesquels nous sommes souvent en contact, à tel point que si chaque œil regarde dans deux tubes cylindriques, éliminant les objets extérieurs, il est plus difficile de localiser les objets vus dans ces conditions.

La convergence nous fournit des notions exactes par les points situés entre les 1 et 2 mètres ; au delà de 3 mètres, elle devient imprécise. Lorsque, dans la nuit, nous voyons s'approcher un point lumineux, nous n'arrivons à le localiser que lorsqu'il se rapproche tout à fait de nous. Or l'appréciation des distances, la localisation des objets est réellement plus incertaine dans l'obscurité pour les monoculaires, à la lumière les appréciations sont meilleures mais sans perfection absolue.

Sans la vision binoculaire, rapporte L. OGIN, il est admis que, les foveae mises à part, il n'existe pas entre deux points des deux rétines, de correspondance au sens absolu du terme. La fusion peut s'opérer pour les excitations provenant de points incongruents des rétines, à condition que leur disparité ne dépasse pas certaines limites.

Les recherches d'anatomie comparée montrent que, chez tous les animaux, un champ visuel binoculaire d'étendue bien variable,

est d'autant plus étroit que les yeux sont plus latéraux et d'autant plus étendu que les axes optiques se rapprochent davantage. Deux grandes classes de vision chez les animaux sont à considérer :

1° ceux qui ont les yeux indépendants (Oiseaux) parmi lesquels existent toutes les variétés, depuis ceux chez qui un champ visuel monoculaire étendu s'associe à un petit champ binoculaire (Pigeons) jusqu'aux Rapaces nocturnes (Chouettes) qui regardent de face et ont un champ binoculaire relativement étendu à 60° ;

2° ceux qui ont les yeux conjugués (Mammifères).

Dans la première catégorie, l'entrecroisement des fibres optiques dans le chiasma est total, chaque œil étant en rapport uniquement avec le lobe optique opposé. Dans la seconde, le faisceau croisé se complète par l'adjonction d'un faisceau direct plus ou moins important.

Pour ROCHON-DUVIGNEAUD, le champ visuel binoculaire des animaux à entrecroisement total n'a, physiologiquement, rien de commun avec le champ visuel des Mammifères. Il pense que, dans le premier cas, le champ visuel commun serait seulement le point de départ de réflexes moteurs symétriques, donnant à l'oiseau une certaine conscience d'ordre musculaire de la fonction dans l'espace des objets compris dans le champ commun aux deux yeux. Rien de commun avec la vision bisensorielle des Mammifères.

Il n'en persiste pas moins le fait, inexpliqué pour L. OPIN, qui cite les conclusions de ROCHON-DUVIGNEAUD, de la vision des Rapaces diurnes qui font exception dans le monde des Oiseaux, puisqu'ils regardent de face et que l'entrecroisement des fibres optiques est total, lorsque le champ visuel binoculaire est très étendu.

Il est de notion courante que ceux qui deviennent borgnes commettent des erreurs grossières dans l'appréciation des distances et dans la perception des grandeurs. Plus tard, avec l'habitude, interviennent différents facteurs qui leur donnent de la profondeur une notion plus exacte, sans toutefois arriver à suppléer la vision binoculaire dans la précision et la finesse. Le champ visuel périphérique subit également des modifications importantes par limitation.

Lorsque nous fixons un objet, nous dirigeons notre macula et nous le distinguons d'une manière précise. Mais, en dehors de l'objet regardé, l'œil immobile perçoit dans l'espace les objets envi-

ronnants d'une manière plus indistincte. L'étendue de l'espace, que l'œil immobile peut ainsi embrasser autour du point de fixation représente son champ visuel. Normalement, le champ total est formé des deux champs monoculaires qui chevauchent l'un sur l'autre dans leur partie nasale. Au milieu du champ, la vision parfaite est binoculaire; en outre, de part et d'autre se trouvent deux zones de perception monoculaire, et si l'une manque, les limites et la topographie générale de la sensibilité sont diminuées. Ce déficit dans l'orientation professionnelle du monophthalme, doit entrer en ligne de compte. Un test est vu plus ou moins loin dans le champ visuel, suivant que l'angle visuel est plus ou moins grand, puisque l'acuité visuelle varie au fur et à mesure que l'on s'éloigne du point de fixation. Il est facile d'observer ce phénomène en périmétrie, par des examens concluants en se servant de la méthode de MAGITOT et DUBOIS-POULSEN.

En orientation, les possibilités professionnelles d'un monophthalme sont en fonction de l'intégrité de l'œil restant quant à la vision centrale et périphérique. Le choix d'un métier qui n'offre pas de dangers oculaires pour l'œil sain, est capital. Plus le sujet est jeune, plus il a de chances de mieux s'adapter, et la rééducation varie avec la personnalité, le caractère du sujet.

Il y a lieu de considérer que le sens lumineux est émoussé, que le champ périphérique est diminué, que la perception des formes et du relief, l'appréciation de la profondeur, des distances et de la vitesse sont amoindries, que le contrôle de la double visée est disparu, qu'il existe une prédisposition des borgnes aux accidents, une diminution de rendement, et par suite de salaire, une difficulté d'embauchage.

Chez les strabiques, M. BAILLIART, ophtalmologiste des Quinze-Vingt, dont nous avons été l'élève, considère que le sens du relief n'est pas supprimé, ni même diminué, et cela va de soi, la vision stéréoscopique mise à part.

Les strabiques paraissent apprécier la profondeur aussi bien que quiconque; on ne rencontre pas chez eux de ces maladroites que l'on trouve chez les sujets devenus borgnes. Il y en a beaucoup qui sont d'excellents tireurs à la chasse et c'est là un critérium de premier plan.

L'acuité visuelle en général chez l'Homme, est également utile à connaître; les conditions d'adaptation à l'obscurité, la vision cré-

pusculaire, l'étendue du champ visuel chromatique avec ses variations selon les réactions personnelles, l'importance du facteur « brillance », sont autant de problèmes qui ont été bien étudiés et mis en valeur pour l'admission des candidats à l'aviation, pour les automobilistes, les mécaniciens et les marins.

Différents auteurs, parmi lesquels J. BEYNE, HAAS et HÆLIS, ont consacré à ces questions d'importants travaux ; ils sont parvenus à établir certaines règles à l'aide d'appareils ingénieux qui, en période de guerre, rendent d'incalculables services aux ophtalmologistes chargés des services de dépistage et de sécurité. J. BEYNE cite des chiffres intéressants pour les deux yeux et ses statistiques ont permis de tracer des graphiques qui facilitent la recherche du comportement visuel nocturne, en vision binoculaire ou monoculaire ; il a trouvé que l'étude de l'acuité visuelle nocturne monoculaire donnait les résultats suivants :

dans 15 0/0 des cas, égale à l'acuité binoculaire,

dans 37 0/0 des cas, inférieure d'un côté à l'acuité binoculaire,

dans 38 0/0 des cas, inférieure des deux côtés à l'acuité binoculaire.

Donc, l'acuité monoculaire serait, en général, inférieure de un centième à l'acuité binoculaire.

Il ajoute, à juste titre, que le perfectionnement de certaines techniques de la vie moderne conduit l'Homme à exploiter systématiquement la fonction physiologique d'apprécier le relief des objets et leur distance relative, et, partant, à rechercher la mesure de son efficacité.

La télémétrie militaire, la stéréo-radiographie, l'exploitation de la stéréo-photographie donnent des résultats directement liés à la valeur du sens du relief chez les opérateurs. L'appréciation de la distance absolue qui nous sépare d'un objet et des différences de profondeur entre ses divers points, résulte, nous l'avons dit précédemment, du concours d'un certain nombre d'éléments d'information d'efficacité et de portée variables, qui nous sont fournis, les uns par la vision monoculaire, les autres par la vision binoculaire.

Nous savons que la vision d'un œil isolé nous permet d'apprécier, dans une certaine limite, la distance et le relief, grâce à l'interprétation de divers éléments qui entrent en jeu et que nous avons examinés. La vision binoculaire vient ajouter à ces données l'apport de deux éléments nouveaux, d'importance inégale : la

variation du degré de convergence et l'interprétation mentale de deux images différentes fournies respectivement par l'œil droit et par l'œil gauche.

L'interprétation de leurs images dissemblables reçues dans le même temps par les deux yeux nous fournit une notion beaucoup plus rapide et plus précise du relief, qui est la vision dite stéréoscopique. Pour un couple de points, il y a deux photoréceptions dissemblables qui donneraient lieu à la diplopie, s'il n'y avait l'une des deux images qui n'était neutralisée mentalement et avec l'habitude soit inconsciemment par son « œil directeur », soit tantôt indifféremment l'image droite ou l'image gauche.

Or, le cerveau humain ne se borne pas à neutraliser une des images — et là se trouve le point capital —, il interprète les deux photoréceptions dissemblables pour en tirer un jugement qui est l'appréciation du relief ou la perception de la distance. La vision stéréoscopique résulte non seulement de la fusion mentale de deux images partiellement différentes, mais encore d'une interprétation mentale qui nous permet de discerner l'une des deux images reçues en vision monoculaire, avec, surajoutée, la notion du relief.

Influence du facteur psychique dans la perception du relief et de la distance.

Il ressort donc nettement de cet exposé que la perception du relief et de la profondeur est nettement influencée chez l'Homme par divers facteurs individuels que j'ai énumérés, parmi lesquels l'âge, l'éducation et une plus ou moins grande capacité d'adaptation fonctionnelle interviennent au premier chef.

Il est intéressant de rapprocher ces constatations des observations faites sur des animaux éborgnés et placés dans des conditions expérimentales variées. A cet égard, les récentes recherches de M.-F. CANELLA, poursuivies également au laboratoire de Biologie expérimentale de la Sorbonne, sont tout à fait remarquables. CANELLA s'est adressé à toute la série des Vertébrés : Truites, Epinoches, Carpes, Blacks bass, Girelles, Perches-soleils, Tritons, Grenouilles, Lézards et Caméléons, divers Oiseaux, y compris des Rapaces et quelques Mammifères ont fait l'objet de recherches systématiques.

CANELLA conclut que « le comportement des individus borgnes ne diffère en rien de celui des individus qui ont deux yeux ». « L'éborgnement cause tout simplement une réduction du champ visuel total ». La perception du relief et l'appréciation de la distance ne sont en rien modifiées. Les expériences de CANELLA sur le Caméléon sont, à cet égard, parmi les plus démonstratives.

De telles conclusions s'accordent parfaitement avec le fait que, chez la très grande majorité des Vertébrés pourvus de fovéa, celle-ci est indépendante de la vision binoculaire. Le cas du Faucon, que j'ai étudié en détail, illustre fort bien cette constatation et l'on peut penser que la position de l'area, mieux encore de la fovéa, chez de nombreux Vertébrés indique qu'une bonne acuité et une excellente perception du relief, telles que les prouve le comportement de ces animaux, puissent être assurées par la seule vision monoculaire.

Ce fait souligne toute l'importance du facteur psychique dans la perception du relief chez l'Homme.

A ce facteur peuvent être imputées, pour une très grande part, hésitation et maladroitness. Ne sont-elles pas d'ailleurs infiniment moins marquées chez les borgnes congénitaux ou de la prime enfance ?

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Au cours de ce travail, j'ai apporté un certain nombre de faits qui contribuent à modifier nos conceptions actuelles de certaines modalités de la vision.

1° L'étude comparée du comportement d'animaux, à rétines fort diverses quant à la forme des cellules visuelles, conduit à penser que la vision des couleurs n'est pas l'apanage exclusif des cellules à cônes et que, inversement, les bâtonnets ne sont pas les seuls organes de la sensibilité lumineuse. Ainsi les critiques que l'on a récemment faites de la théorie de la dualité morphologique des cellules visuelles se trouvent ici confirmées par des arguments d'ordre physiologique. De même que l'on est autorisé à rejeter la notion d'une dualité de la forme des cellules visuelles, de même l'ophtalmologie comparée conduit à rejeter aussi la notion d'une dualité fonctionnelle de ces mêmes éléments.

2° Il apparaît, dans l'étude des réactions aux lumières blanches et colorées des animaux qui nous occupent ici, que, très généralement, la sensation de clarté domine la sensation colorée. Ainsi paraissent s'expliquer certaines particularités du comportement animal vis-à-vis de l'excitation par des lumières de diverses longueurs d'ondes. Selon l'intensité employée, l'animal est attiré par des lumières de longueurs d'ondes différentes. Ces faits s'accordent avec cette notion, actuellement admise et confirmée en ophtalmologie humaine : l'étendue des champs de vision colorée est fonction de l'intensité du stimulus.

3° J'ai établi, à l'aide d'un exemple particulièrement démonstratif, toute la différence qui peut exister entre la complexité de la fovéa centrale et la relative simplicité de structure de la fovéa latérale d'un même œil.

4° J'ai montré, en étudiant la rétine de *Falco subbuteo*, et en comparant cette rétine à celle de divers autres Oiseaux diurnes ou nocturnes, que la richesse et la répartition des gouttes huileuses colorées et du pourpre rétinien sont indépendantes de la forme des cellules visuelles, contrairement à une opinion longtemps admise.

5° L'étude des modalités de l'immobilisation réflexe de *Falco subbuteo* m'a permis, toujours par comparaison avec les modalités de cet état physiologique chez d'autres Oiseaux, de préciser le rôle des excitations visuelles : la sensation colorée domine ici l'acuité visuelle.

6° La mesure des champs visuels mono et binoculaires fait ressortir l'indépendance de leur étendue et du pouvoir séparateur de la rétine.

7° Les rapports entre la position de la fovéa et des plages rétinienne qui participent à la vision binoculaire montrent l'indépendance de cette dernière et de la vision fovéale. Cette constatation s'oppose à l'opinion de ROCHON-DUVIGNEAUD et confirme les récentes recherches de M.-L. VERRIER. Il découle de cette constatation, fort importante en physiologie oculaire, que l'acuité visuelle maximum est indépendante de la vision binoculaire, et que cette dernière ne conditionne pas la vision du relief.

8° Ces constatations trouvent leur confirmation dans l'étude du comportement de l'Homme ou de l'animal après éborgnement.

9° Les processus de la rééducation physiologique de l'Homme borgne, pour l'appréciation du relief, comparés aux possibilités des

Vertébrés dans le même cas, montrent toute l'importance du facteur psychologique dans la sensation du relief, facteur dont PIÉRON a, le premier, indiqué l'importance.

Ces résultats ont été acquis en abordant le problème de la vision sous des aspects très variés et en mettant en jeu des méthodes de travail et des procédés d'investigation fort divers. En cela nous nous sommes conformés à la méthode préconisée par Et. RABAUD pour l'étude de tout problème biologique : « Le biologiste se place à tous les points de vue, avec le souci constant d'apercevoir le lien qui unit les faits si disparates parfois en apparence. C'est l'œuvre propre du biologiste de recueillir les faits par les moyens appropriés, en employant toutes les techniques, chacune au moment qui convient et dans la mesure nécessaire ».

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS (D.). — Reports of the committee upon the physiology of vision. II. Dark adaptation. *Brit. Med. Res. Council Spec. Rep. Series*, n° 127, 1929.
- AUBERT. — Physiologie der Netzhaut. Breslau, 1865.
- BABUCHIN (A.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte Auges, besonders der Retina. *Wurzb. naturwiss. Zeits.*, vol. V, pp. 141-142, 1864.
- BACH (Ludwig). — Experimentelle Untersuchungen über den Verlauf der Pupilland und das Reflexcentrum der Pupille. *Bericht über die 27 Versammlung der Ophthalmol. Ges. zu Heidelberg*, 1898, p. 98 et *Bericht der Physik med. Gesellsch. zu Wursburg*, 1899, n° 5.
- BACH (Ludwig). — Der Sphinterkern und die Uebertragungsbahn der Lichtreflexes der Pupille in Wienhügel. *Zeitschrift für Augenheilkunde*, 1909, XXII, p. 352.
- BAGLIONI (S.). — Zur Physiologie der Geruchsinnes und der Tatsinnes der Seetiere. *Centralblatt für Physiologie*, 1928, XXII, pp. 719-753 et *Zeitschrift für Biolog.*, 1910, LIII, pp. 225-286.
- BAILEY (F.-W.) and RILEY (G.-F.-G.). — Colour vision and the formation of associations with reference to light of various wavelengths in the Parakeet, *Melopsittacus undulatus*. *Trans. Royal Canad. Inst.*, vol. XVIII, 1931.
- BAILLIART et DEHENNE. — De l'évaluation de la diminution des capacités professionnelles à la suite des accidents oculaires du travail. *Société française d'ophtalmologie*, 1908.
- BAGLIONI (S.). — Die Grundlagen der vergleichenden Physiologie des Nervensystemus und der Sinnesorgane. *Handbuch der Vergleichenden Physiologie herausgegeben von Hans Winterstein*, 1913, Iéna, IV, pp. 1-144.
- BAQUIS (Elia). — La retina della faina. *Anatomischer Anzeiger*, 1890, nos 13-14.
- BARD (L.). — Physiologie de la vision. *Arch. d'opht.*, 1922.
- BECHTEREW (W.). — Ueber den die Pupille verengenden Nervenfasern und

- über die Lokalisation eines Zentrums für die und Kontraktion der Augenmuskeln. *Arch. für die Gesch. Physiol.*, 1883, XXI, p. 60.
- BEER (Theodor). — Ueber primitive Sehorgane. *Wiener Klinische Wochenschrift*, 1901, XIV, n° 11, p. 225; n° 12, p. 285; n° 13, p. 314.
- BERGER (Emile). — Beiträge zur Anatomie des Fischauges. *Zool. Anzeiger*, 1883, n° 83.
- BERT (Paul). — Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. *Arch. de physiol.*, 1869.
- BERTKAU (Ph.). — Die Augen des Spinnen. *Arch. für mikrosk. Anat.*, 1886, XXVII, pp. 589-631.
- BEUCHELT (H.). — Die Abhängigkeit der photoelektrischen Reaktion des Froschauges von den ableitenden Medien. *Zeitschrift für Biol.*, 1921, LXXIII, 8-9, pp. 205-230.
- BEYNE (J.) et WORMS (G.). — La vision nocturne : ses éléments d'appréciation chez l'homme et sa portée chez l'aviateur. *Arch. de méd. et de pharm. militaires*, tome 89, n° 3, sept.-oct. 1928.
- BEYNE (J.). — La vision du relief et des distances, ses éléments d'appréciation et sa valeur. *Le Journal d'optique*, n° 79, oct. 1934.
- BINGHAM (Harold C.). — Visual perception of the chick. *Behaviour monog.*, 1922, 4, n° 4, pp. 1-104.
- BOHN (Georges). — Actions tropiques de la lumière. *C. R. Soc. Biol. de Paris*, 1903, 55, p. 1440.
- BOLL (Francesco). — Sull' anatomia et fisiologia della retina. *Atti della R. Ac. dei Lincei*, 1876-1877, I, sez. 2, p. 371.
- BONNARDEL. — Vision et profession. *Publication du travail humain*, n° 6.
- BONNER (W.). — Cécité monoculaire pour les couleurs. *Amer. J. Opht.*, 1926.
- BOURDIER et SCHAAFF. — Les procédés d'examen de la vision des couleurs. *Société d'ophtalm.*, Paris, 1930.
- BUMKE (O.) et TRENDLENBURG (W.). — Beiträge zur Kenntniss der Pupillarreflexbahnen. *Klinische Monatsblätter*, 1911, 44, II, pp. 145-150.
- CAPRINACA (S.). — Studi chimico fisiologici sulle materie coloranti della retina. *Atti della R. Ac. dei Lincei*, 1876, sér. III, p. 643.
- CARRIÈRE (J.). — Die Sehorgane der Tiere vergleichend anatomisch dargestellt, 1885, München.
- CASTELLI (Enrico). — Una nuova interpretazione del meccanismo della visione. *Atti dell' Ateneo di Bergamo*, 1912.
- CHARPENTIER (Augustin). — La lumière et les couleurs, Paris, Baillière, 1888.
- CHIARINI (Pietro). — Cambiamenti morfologici si verificano nella retina dei vertebrati per l'azione della luce e dell' oscurità. *Boll. della R. Ac. Med. di Roma*, 1904, Partie I, 30-3. Partie II, 32-3, 1906.
- CHIEVITZ (J.-H.). — Untersuchungen über die Area centralis Retinæ. *Arch. f. Anat. u. Physiol (Anat. Abt.)*, 1889 1891.
- COCRAL (V.). — *La réhabilitation des borgnes*. Paris, 1929.
- COLE (Léon J.). — The influence of direction of intensity of light in determining the phototropic responses of organisms. *Journ. comp. Neurol. and Psychol.*, 1907, XVII, p. 192.
- COUTELA. — La législation actuelle et la prophylaxie dans les accidents oculaires du travail. Masson, 1930.
- DETWILER (S. R.). — Studies on the retina. Photometrical responses in the retina of *Eremis Argus*. *Journ. of experim. Zool.*, 1923, 37, I, pp. 88-89.
- DETWILER (S. R.). — Some experimental observations on the retina of the Gecko. *Proceed. of the Soc. for exp. biol. and med.*, 1923, 20, 4, pp. 214-216.

- DOGIEL (J.). — Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina des Ganoiden, Reptilien, Vögeln und Säugetiere. *Anatomischer Anzeiger*, 1888, III.
- DUKE-ELDER (W. S.). — Recent advances in ophthalmology. Philadelphie, 1925.
- EDRIGE-GREEN (F.-W.). — The theory of vision. *Brit. Journ. of ophthalm.*, 1920, 4, 9, pp. 409-412.
- EHHARD (H.). — Messende Untersuchungen ueber den Farbensinn der Vögel. *Zool. Jahrb. (Zool. Physiol.)*, vol. 41, pp. 489-552.
- ENGELKING. — Perception de la forme et ses couleurs. *Soc. d'opht. Heidelberg*, 6-8, 1928.
- EXNER (Sigmund). — Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des Zusammengeetzten Auges. Wiener Sitzungsber (*Math. natur.*, Kl.), 1875, 72, 3.
- FEENESTRA (T. P.). — Sur les mouvements de l'iris. *Arch. néerl. de physiol. de l'homme et des animaux*, 1922, VII, p. 251.
- FONTANA (Felice). — Dei moti dell' iride. Lucca, 1765.
- FRANKLIN (Isidore). — Vision stéréoscopique et de la perspective. *Amer. J. of ophthalm.*, 1918.
- FRANZ (Victor). — Das Pecten, der Fächer in Auge der Vögel. *Biol. Central*, 1908-09, 27.
- FRANZ (Victor). — Studien zur vergleichenden Anatomie der Augender Säugetiere. *Arch. f. vergl. ophtal.*, 1911, II, 2-3, pp. 180-217.
- FRANZ (Victor). — Sehorgan. Oppel's Lehrbuch der Vergleich den mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil, VII, 1913.
- FRIEDMAN (B.). — The blue arcs of the retina. *Arch. of Opht.*, V, 6, p. 663, 1931.
- FRISCH (K. von). — Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinder Tieren. *Verh. d. Deutsch. Zool. Genells 24 Fahres versaml. in Freiburg*, 1914.
- FRITSCH (G.). — Die Retina Elemente und die Dreifarbenentheorie. *Abh. d. k. press. Akad. d. Wiss.*, Berlin, *physikal.*, Abh., II, pp. 1-19, 1904.
- FRUGINELE (C.). — Sul cosiddetto muscolo dilatatore della pupilla nell' uomo e nei mammiferi. *Gaz. inter. di med. prat.*, 1899, 1-2, Napoli.
- GAGE (F. M.). — An experimental investigation of the measurability of visual sensation. *Proceed. Roy. Soc.*, 1934, 116, p. 103.
- GARTEN (S.). — Ueber die Veränderungen des Sehpurpurs durch Licht. *Arch. f. Ophtal.*, 1906, 63, I, p. 112.
- GARTEN (S.). — Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. *Graefe Saemisch's Handb.*, 1907, II, Aufl. III, Kap. XII.
- GEGENBAUR (Carl). — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig, 1859, 1872.
- GIERSE. — Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclinideus*. *Morph. Jahrb.*, 1904, 32.
- GIFFORD (S. R.) and PUTTENUG (I.). — Some facts concerning cataracta nigra and cataracta brunescens. *Amer. Journ. Ophthalm.*, 1933.
- GOING. — Acuité visuelle aux basses lumières. *Thèse fac. Méd. Paris*, 1930.
- GRAMOND (A. de). — Problème de la vision. Paris, Flammarion, 1939.
- GREEF (Richard). — Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. *Graefe Saemisch's Handb.*, 1988, II, Aufl. Bd. I, Kap. V.
- HAHN (E.). — Ueber den Farbensinn der Tagvögel und die Zapfenölkugeln. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, vol. 116, pp. 1-42, 1927.
- HAMILTON (W. F.). — A direct method of testing colour vision in lower ani-

- mals. *Proceed of the Nat. Acad. of Sc. U. S. A.*, 1922, VIII, 12, pp. 350-353.
- HASS et COUVREUX. — L'acuité aux basses lumières. *Arch. d'ophth.*, 1925.
- HEINE (Ed.). — Ueber das Sehen der Wirbeltiere und Kopffüsser. *Physiol. Verein Kiel Munch. med. Wochenschr.*, 1908, p. 938.
- HESS (Carl). — Methoden zur Untersuchung des Licht und Farbensinnes sowie des Pupillenspieles. *Handb. der biologischen Arbeitsmethoden*, herausgeg. von E. Abderhalden. Berlin, 1921.
- HESS (Carl). — Gesichtssinn. *Handbuch der Vergleichenden Physiol. herausg. v. Hans Winterstein*, 1913, Jence, IV, pp. 555-840.
- HESS (Carl). — Untersuchungen über den Lichtsinn der Fischen. *Arch. f. Augenheilkunde*, 1909, E. H., pp. 1-38.
- HESS (Carl). — Untersuchungen über den Lichtsinn und Farbensinn bei Tagvögeln. *Arch. f. Augenheilkunde*, 1907, 67, 4.
- HIRSCHBERG (Julius). — Zur Dioptrik und Ophtalmoscopie der Fisch und Amphibiengaugen. *Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1882, pp. 493-526.
- IGERSHEIMER et HAHNE HASLINGER. — Recherches physiologiques et expérimentales sur le sens chromatique des Poules. *Arch. of Augen.*, 1926, vol. 97.
- JELGERSMA (G.). — Der Ursprung des Wirbeltieresauges. *Gegenbaurs. Morphol. Jahrb.*, 1906, 35, 1, 2, p. 377.
- JOHNSON (George Lindsay). — Contributions to the comparative of the mammalian eye. *Phil. transaction of the R. Soc. of London*, 1901, série B, 194, pp. 1-82.
- KALT (E.). — Anatomie et physiologie comparées de l'appareil oculaire. *Encycl. franç. d'Ophtalm.* Lagrange-Valude, 1905, Paris, II, pp. 685-942.
- KARSTEN (Hildegard). — Das Auge. *Periophthalmus kolreuteri*. *Jena'sche Zeitsch. f. naturwiss.*, 1923, 59, I, pp. 115-154.
- KOLMER (W.). — Ueber das Auge des Eisvogels (*Alcedo attis attis*). *Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1924, 204, pp. 266-274.
- KOLMER (W.). — Zur Kenntniss des Auges der Primaten. *Zeits. f. Anat. u. Entwickel.*, 1930, vol. 93, pp. 679-722.
- KOTTGEN (E.) und ABELSDORFF (G.). — Die Arten des Sehpurpurs in Wirbeltierreihe. *Sitzungsberg d. Akad. d. Wiss.* Berlin, 1895, 38.
- KRAUSE (W.). — Die Retina. *Morphol. Jahrb.*, 1894, 11.
- KRIES (J. von). — Ueber die Funktion der Netzhautstäbchen. *Zeit. f. Psychol.*, 1895, 9, p. 81 et *Arch. f. Ophtal.*, 1896, 42, p. 95.
- KUHNE (Wilhelm). — Chemische Vorgänge in der Netzhaut. *Herm. Handb. der Physiol.*, 1879, III, pp. 15-103.
- KUHNE (W.) und SEWALL (H.). — Zur Physiologie des Sehepithels insbesondere der Fische. *Unters. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg*, 1880, III, p. 89.
- LAFON (Ch.). — Considérations sur la physiologie des mouvements pupillaires. *Arch. d'Ophtal.*, 1909, p. 428.
- LAGRANGE. — L'amblyopie crépusculaire. *Rapport prés. à la Soc. d'Ophtalm. de Paris*, 1929.
- LANDOLT (M.). — Couleurs saillantes et couleurs en retrait. *Arch. d'opht.*, 1925.
- LANGENDORFF (O.). — Ciliarganglien und oculomotorius. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1894, 56, p. 522.
- LONNBERG (E.). — Some observations on carotinoid colour substances of fishes. *Arkiv. f. Zool.*, 1931, n° 16, pp. 1-11.
- LUNA (Emérico). — Nuove ricerche sulla biologia del condrioma. Condriosomi e pigmento retinico. *Anat. Anz.*, 1913, 48, p. 56.

- MAGNUS (R.). — Die pupillarreaktion der Octopoden. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1902, 92.
- MAGNUS (R.). — Beiträge zur Pupillenreaktion des Aal und Froschauges. *Zeitsch. f. Biol.*, 1899, 38, pp. 403-422.
- MANN (I.-C.). — Iris pattern in the Vertebrate. *Trans. Zool. Soc. London*, 1931, 21, pp. 355-413.
- MELLER (J.). — Rilievi sulla questione del trapianto degli occhi di ratto. *Boll. d'Ocul.*, 1924, Gennaio, p. 42.
- METCALF (Maynard M.). — Salpa and the phylogeny of the eyes of Vertebrata. *Anat. Anzeiger*, 1906, 29-19-20, p. 526.
- MORANO (Francesco). — Die pigmentschicht der Retina. *Arch. f. mik. Anat.*, 1871, 8, pp. 81-91.
- NAGEL (W. A.). — Adaptation Dammeruriggsschen und Duplizitatstheorie. *Helmholt. Handb. der Physiol. optik.*, 1911, III, Auf. II, p. 264. Hamburg et Leipzig.
- NORDENSON (J. W.) et NORDMARK (T.). — Bemerkungen zur Frage ueber die Farbe der macula centralis retinae. *Upsala Läkareforen Forhandl.*, 1928, 33, pp. 459-506.
- ONFRAY et PETIT. — Chromatisme et sécurité. *Soc. d'Ophtalm. Paris*, 1935.
- OPIN (L.). — *Traité d'ophtalmologie*. Masson, 1939. Tome II. *Visions binoculaire et spatiale*.
- OYIO. — Anatomie et physiologie de l'œil dans la série animale. Traduction Ch. Dejean, Paris, Alcan, 1927.
- PARINAUD (H.). — La Vision. Paris, Doin, 1898.
- PARSONS (J. H.). — An introduction to the study of colour vision, 2^e éd., Cambridge. University press, 1924.
- PERGENS. — Action de la lumière sur la rétine. *Travaux de l'Institut Solvay*, 1896, I, 1-2 et *Ann. de la Soc. R. des Sc. méd. et nat. de Bruxelles*, 1896.
- PIERON (H.). — La connaissance sensorielle et les problèmes de la vision. *Actualités scientifiques et industrielles*, Hermann, Paris, 1938.
- PIERON (H.) et FRANÇOIS (M.). — Le pourpre rétinien est-il l'unique substance photochimique commune aux cônes et aux bâtonnets de la rétine? *C. R. Soc. Biol.*, t. 91, 1923.
- PIPER (H.). — Ueber Dunkeladaptation. *Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. der Sinnesorgane*, 1903, 31, pp. 161-214.
- POLACK (A.). — Inversion du phénomène de Purkinje dans l'héméralopie. *Bull. Soc. Opht. Paris*, 1923.
- POLACK (A.). — Chromatisme de l'œil. *Bull. Soc. Opht. Paris*, 1923.
- POLIMANTI (Osvaldo). — Sulla valenza motoria della pupilla. *Arch. d'ottalm.*, 1904, Luglio, 14.
- PUTTER (A.). — Organologie des Auges. *Graefe Saemisch's Handb.*, 1912, III, Auf. I. Th. X, kap.
- RABAUD (E.). — Eléments de Biologie générale. Alcan, Paris, 1921.
- RABAUD (E.) et VERRIER (M.-L.). — L'excitabilité rétinienne et l'immobilisation réflexe chez les Oiseaux. *C. R. Ac. Sc.*, 198, 1934, p. 2280.
- RASELLI (Adolpho). — Morphologisches und Funktionelles ueber den Muskelapparat in der Iris der Katze. *Arch. für Ophtalm.*, 1923, III, 3-4, pp. 309-329.
- RAYLEIGH. — Experiments on colour. *Nature*, 1881, 24, p. 264.
- RICCO (Annibale). — Sulla percezione e persistenza della Sensazioni dei colori. *Atti dell'Acad. di Modena*, 1875.

- RICHTER (Charles) et BRÉGUET (Ant.). — De l'influence de la durée et de l'intensité sur la perception lumineuse. *C. R. Ac. Sc.*, 1879, 88, I, p. 239.
- ROAF (H. E.). — The absorption of light by the coloured globuls in the retina of the domestic hen. *Proc. Roy. Soc. London*, B, 1929, 105, pp. 371-374.
- ROAF (H. E.). — Colour Vision. *Physiol. Rewiews*, 1933, 13, pp. 43-79.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Notes sur quelques points du développement de l'œil chez *Scyllium canicula* et *Acanthias vulgaris*. *Arch. de Zool. expériment. et génér.*, t. 75, pp. 221-233, 1933.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Les yeux des Reptiles. *Bull. du Muséum*, 1931, t. III, pp. 399-422.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Topographie et fonction des foveæ centrales et des foveæ latérales chez les Oiseaux pourvus de deux foveæ rétinienne, lignes de vision binoculaire et de vision indépendante. *Annales d'Oculistique*, 1923, t. 160, p. 769.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.) et ROULE (L.). — Observations sur le comportement et la structure de l'œil chez *Blennius Basilicus*, CV. *Bull. Muséum d'Hist. nat.*, 1927, p. 2.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — La fovéa et ses fonctions dans la série des Vertébrés. *Soc. franç. d'Opht.*, 1934, n° de février.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Une méthode de détermination du champ visuel chez les Vertébrés. *Ann. d'Ocul.*, 1922, t. 159, p. 561.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Le Caméléon et son œil. *Ann. d'Ocul.*, 1933, t. 170, p. 177.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Détermination du champ visuel anatomique monoculaire du cheval par la méthode de l'image transsclérale. *C. R. Acad. Sc.*, 1925, t. 180, p. 765.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Appareils pour la détermination du champ visuel anatomique par la méthode de l'image transsclérale. *C. R. Acad. Sc.*, 1925, t. 180, p. 542.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — *Traité d'ophtalmologie*. Masson, 1939. Tome I. *L'œil et la vision chez les Vertébrés*.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Essai de détermination du champ visuel anatomique binoculaire du cheval. *C. R. Acad. Sc.*, 1925, t. 181, p. 145.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Quelques données sur la fovéa des Oiseaux. *Ann. d'Ocul.*, 1911, 156, 12, pp. 718-732.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — La situation des foveæ simples et doubles dans la rétine des Oiseaux et le problème de leurs relations fonctionnelles. *Ann. d'Ocul.*, 1920, 157, 11, pp. 673-680.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Contribution à la physiologie de la vision de la Chouette chevêche. *Ann. d'Ocul.*, 1921, 158, 8, pp. 561-567.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Recherches sur l'œil et la vision des Vertébrés. Barnéoud, Laval, 1932.
- SCHANZ (Fritz). — Zur Theorie der Schens. *Zeitschr. für Augenheilk.*, 1922, 47, 6, pp. 351-355.
- SCHLEICH (G.). — Vergleichende Augenheilkunde. *Graefes Saemisch's Handb.*, 1922, II, Aufl. X, 21.
- SCHULTZE (Max). — Zur Anatomie Physiologie der Retina. Bonn, 1866.
- SCHULTZE (Max). — Ueber die Nervendigung in der Netzhaut des Auges bei Menschen und bei Tieren. *Sitzung nieder. gesell. f. natur. und Heilkunde*. Bonn, 1869.
- STEINACH (Eugen). — Untersuchungen zur Vergleich Physiologie der Iris. *Pflüger's Archiv. f. d. ges. Physiol.*, 1890, 47, pp. 289-340.

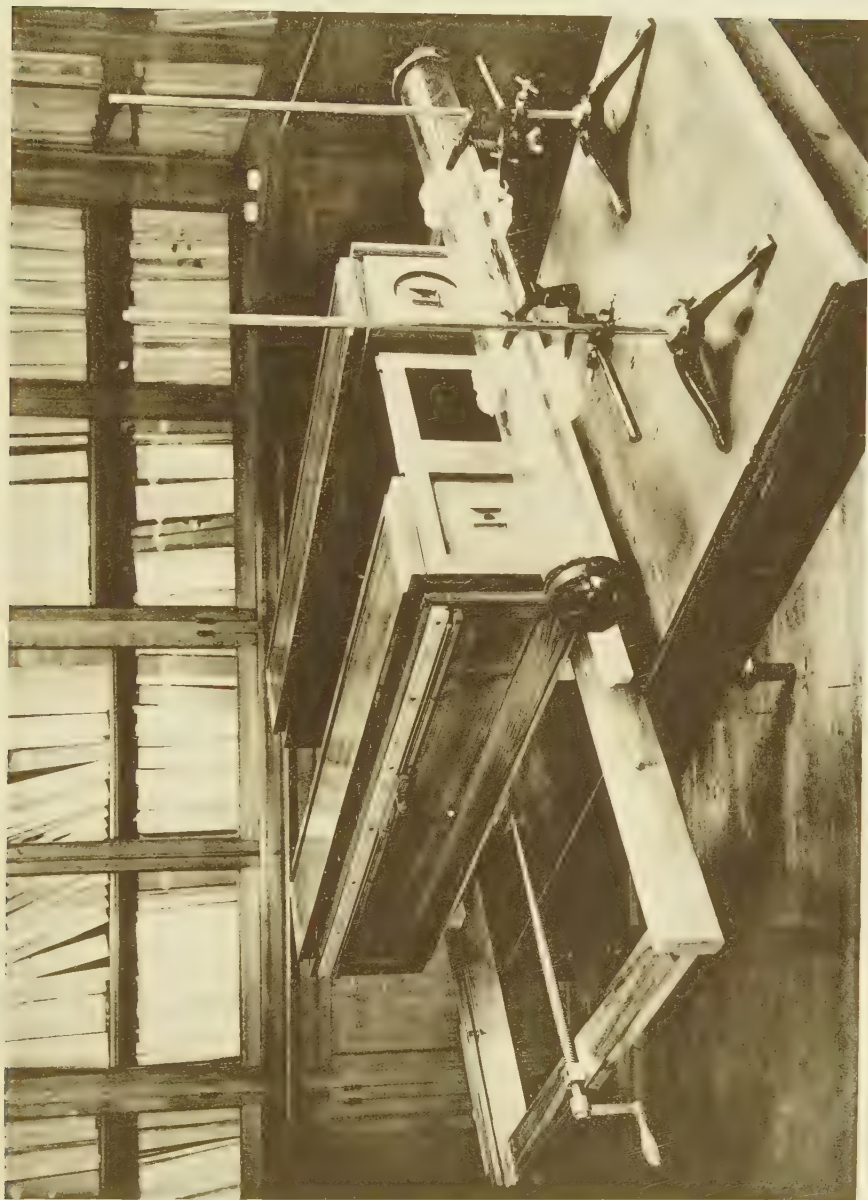
- STEINACH (Eugen). — Ueber die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae bei Amphibien und Fischen. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1892, 52, pp. 495-525.
- STEINER (J.). — Die Funktionen des centralnervensystems und ihre Phylogenese. *Sitzb. die Berliner Akad. d. Wiss.*, 1890, p. 39.
- STROHL (A.). — Perception du relief et acuité stéréoscopique. *Arch. d'Ophtal.*, 1929.
- TEN CATÉ (Jasper). — Les mouvements spontanés de l'iris isolé. *Arch. néerl. de physiol.*, 1921, 6, 2, pp. 258-268.
- TORELLE (Ellen). — The response of the frog to light. *Amer. Journ. of Physiol.*, 1903, 9, 6, pp. 466-468.
- VERNE (J.). — Précis d'histologie. Masson, Paris, 1934.
- VERRIER (M.-L.). — Détermination de l'étendue des champs de vision anatomique chez quelques Téléostéens. *Bull. Soc. Zool. de France*, 1927, t. 52, p. 329.
- VERRIER (M.-L.). — Le sens visuel chez les Vertébrés. *Journ. de psychol. norm. et pathol.*, 1928, p. 74.
- VERRIER (M.-L.). — Sur la structure des yeux et la physiologie de la vision chez les Sélaciens. *C. R. Acad. Sc.*, 24 juin 1929.
- VERRIER (M.-L.). — Sur la structure de la rétine d'un Agamidé : *Agama tournevillei* Letaste. Présence d'une fovéa. *C. R. Acad. Sc.*, 24 fév. 1930, p. 517.
- VERRIER (M.-L.). — Sur les rapports entre la structure des yeux et le comportement. Indications fournies par l'étude des Reptiles. *Arch. Zool. expér. et génér.*, 1932, t. 74, p. 305.
- VERRIER (M.-L.). — Physiologie comparée des cônes et des bâtonnets. Indications fournies par l'étude du comportement. *C. R. Acad. Sc.*, 1932, 19 décembre, p. 1333.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur les fovæ des Poissons. Etude des yeux de *Julis giofredi* Risso. *C. R. Soc. de Biol.*, 1933, t. 113, p. 134.
- VERRIER (M.-L.). — Etude des yeux d'un Blenniide : *Pholis gunellus* L. Présence d'une fovéa. *Bull. Soc. Zool. de France*, 1933, t. 58, p. 66.
- VERRIER (M.-L.). — Les yeux et la vision de *Cerastes vipera* Wagl. et de *Vipera aspis*. *C. R. Ac. Sc.*, 6 mars 1933, p. 723.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la vision des Reptiles. Etude comparée de la morphologie des cellules visuelles et du pouvoir séparateur de la rétine. *Bull. biol. de la France et de la Belgique*, 1933, t. 67, p. 350.
- VERRIER (M.-L.). — Dualité de la vision et comportement. *Bull. Soc. Zool. de France*, 1934, t. 59, p. 367.
- VERRIER (M.-L.). — Pigments mélaniques, pourpre rétinien, et cellules visuelles. *C. R. Soc. biol.*, 1934, t. 115, p. 1590.
- VERRIER (M.-L.). — Les cellules visuelles des Oiseaux diurnes et le pourpre rétinien. *C. R. Soc. biol.*, t. 144, p. 383, 1936 (en collaboration avec J. Escher-Desrivières).
- VERRIER (M.-L.). — Etude spectrophotométrique des boules colorées de la rétine de quelques Oiseaux. *C. R. Soc. biol.*, t. 141, p. 705, 1936 (en collab. avec J. Escher-Desrivières).
- VERRIER (M.-L.). — La rétine des Oiseaux diurnes et la théorie de la dualité de la vision. *C. R. Acad. Sc.*, 13 janvier 1936.
- VERRIER (M.-L.). — Pourpre et cellules visuelles de la fovéa des Oiseaux nocturnes et des autres Vertébrés. *C. R. Acad. Sc.*, 15 juin 1936, p. 2012.

- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la vision des Oiseaux diurnes. *Bull. biol.*, t. 70, pp. 199-232, 1936.
- VERRIER (M.-L.). — Etude biologique de la rétine des Vertébrés. *Arch. d'Ophthalm.*, t. 53, nos 4 et 5, 1936.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la nature du pourpre rétinien. *C. R. Soc. biol.*, t. 122, p. 600, 1936 (en collab. avec R. Pannier).
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la composition du pourpre rétinien et ses rapports avec les cellules visuelles. *C. R. Acad. Sc.*, 11 mai 1936, p. 1614.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur les constituants chimiques de la rétine, leurs rapports avec le pourpre rétinien et la théorie de la dualité de la vision. *Bull. Soc. d'Ophthalm. de Paris*, pp. 1-11, 18 juillet 1936 (en collab. avec R. Pannier).
- VERRIER (M.-L.). — Modalités de la vision et cellules visuelles. *Journ. de Psychol.*, pp. 184-229, 1936 (en collab. avec J. Escher-Desrivières).
- VERRIER (M.-L.). — Nouvelles recherches sur la rétine des Vertébrés. *Bull. Biol.*, t. 71, pp. 238-266, 1937.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la sensibilité lumineuse des Poissons. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. 62, pp. 126-136, 1937 (en collab. avec J. Escher-Desrivières).
- VIRCHOW (Hans). — Ueber die Glaskörper und Netzhautgefässe des Aales. *Morphol. Jahrb.*, 1881, 7, pp. 573-590.
- VIRCHOW (Hans). — Beitr. z. vergleich. Anat. des Auges. Berlin, 1882.
- WALLS (G. L.). — The reptilian retina. A new concept of visual-cells evolution. *Amer. Journ. Ophthalm.*, 1934, 17, pp. 892-915.
- WEEKERS et HUBIN. — L'acuité stéréoscopique des monoptalmes envisagée au point de vue de leur aptitude comme conducteurs d'automobiles. *Arch. d'Ophthalm.*, 1939.
- WECKER (L.). — Maladies professionnelles oculaires. Vision à la lumière des formes et des couleurs. *Arch. d'Ophthalm.*, 1921.
- ZOLONITZKI. — Les Poissons distinguent-ils les couleurs ? *Arch. de Zool. expérim.*, 1901, 9.

PLANCHE VI

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

Luminaire étalonné pour l'étude du phototropisme et des réactions oculaires. L'instrument comporte deux boîtes parallélépipédiques identiques, dont l'une peut se déplacer par rapport à l'autre, qui est fixe. Une graduation placée sur l'une des faces latérales de chaque boîte permet de suivre la position de la source lumineuse placée à l'intérieur et, par suite de régler très aisément l'intensité de l'éclairement.



Phototypie G. Boüan.

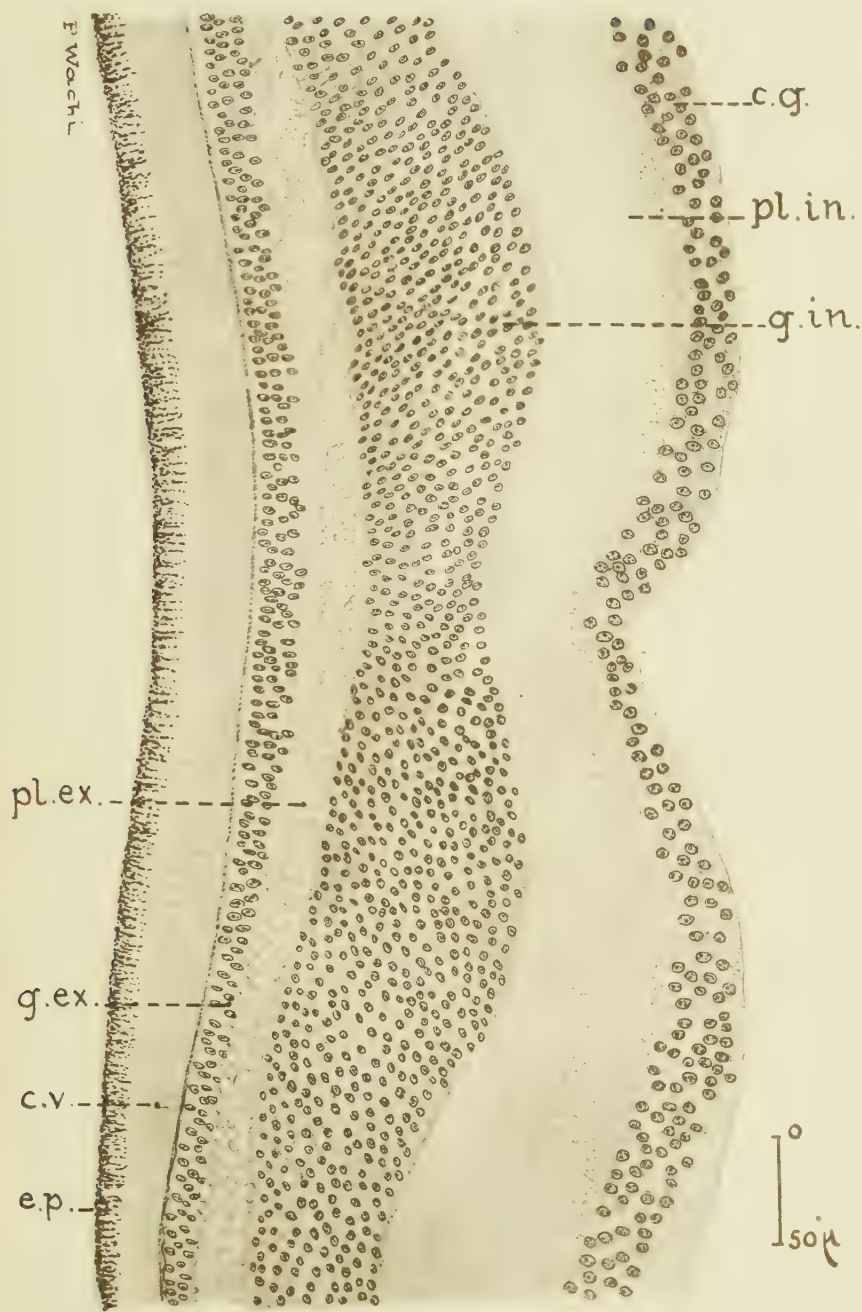
Rétine et théories de la vision

PLANCHE VII

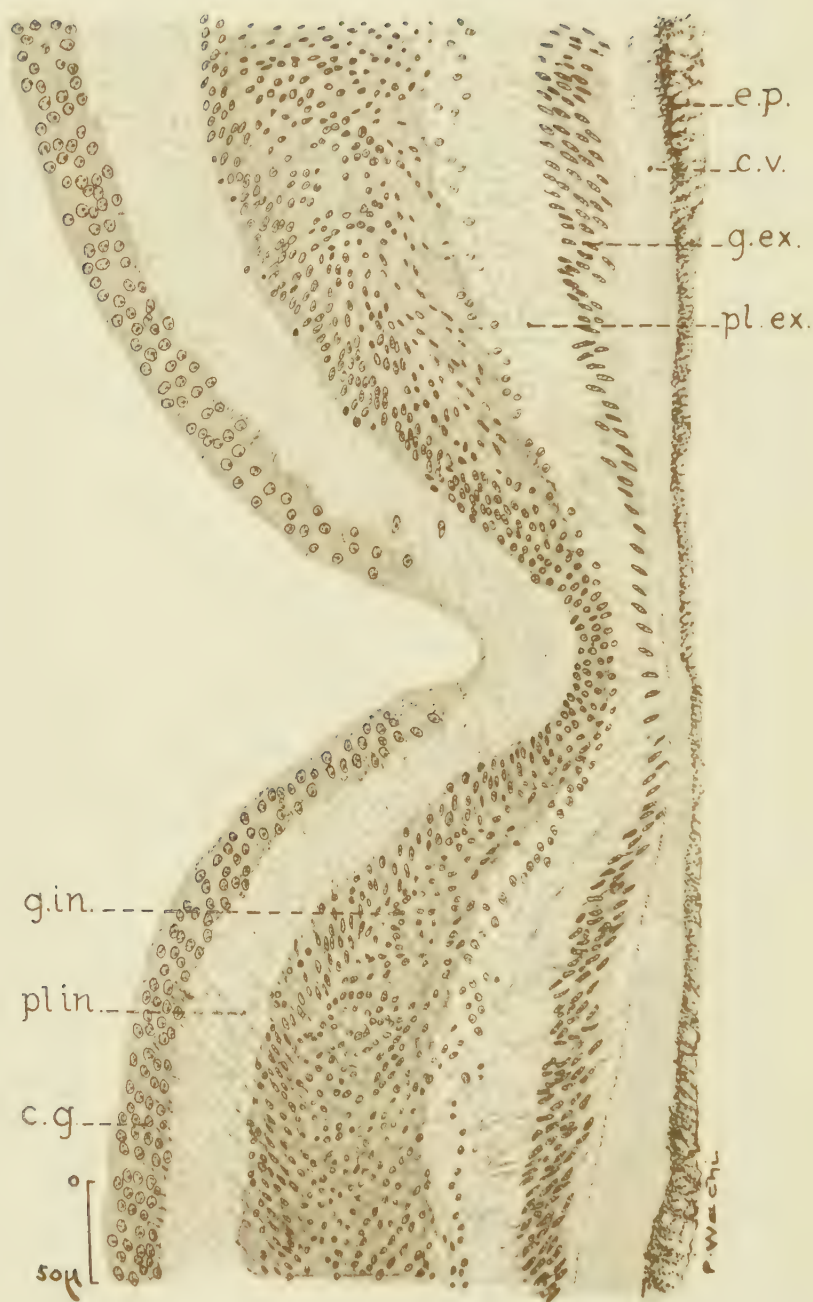
EXPLICATION DE LA PLANCHE VII

Les deux figures montrent la complexité de la fovéa centrale et la relative simplicité de la fovéa latérale de la rétine de *Falco subbuteo*. A gauche, fovéa latérale. A droite, fovéa centrale.

c. g., cellules ganglionnaires; *c. v.*, cellules visuelles; *e. p.*, épithélium pigmentaire; *g. ex.*, couche granuleuse externe; *g. in.*, couche granuleuse interne; *pl. ex.*, couche plexiforme externe; *pl. in.*, couche plexiforme interne.



P. Wachi del.



Phototypie G. Boïan.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

**Les anomalies dans le développement
du thorax des Vertébrés.**

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 15 Septembre 1939.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY.

